

CLEYTON SILVA DE ARAÚJO

PLASTICIDADE MORFOFISIOLÓGICA EM AÇAIZEIRO-SOLTEIRO
(*Euterpe precatoria* Mart.) ASSOCIADA À TOLERÂNCIA AO
SOMBREAMENTO

RIO BRANCO - AC

2025

CLEYTON SILVA DE ARAÚJO

PLASTICIDADE MORFOFISIOLÓGICA EM AÇAIZEIRO-SOLTEIRO
(*Euterpe precatoria* Mart.) ASSOCIADA À TOLERÂNCIA AO
SOMBREAMENTO

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Produção Vegetal, Centro de Ciências Biológicas e da Natureza, Universidade Federal do Acre, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutor em Produção Vegetal.

Orientador: Dr. Vanderley Borges dos Santos
Coorientadora: Dra. Aurenny Maria Pereira Lunz

RIO BRANCO - AC

2025

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da UFAC

A663p Araújo, Cleyton Silva de, 1992 -

Plasticidade morfofisiológica em açaizeiro-solteiro (*Euterpe precatoria* Mart.) associado à tolerância ao sombreamento / Cleyton Silva de Araújo; orientador: Prof. Dr. Vanderley Borges dos Santos, coorientadora: Dra. Aurenny Maria Pereira Lunz. – 2025. 179 f. : il.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Acre, Programa de Pós-graduação em Produção Vegetal. Rio Branco, 2025.

Inclui referências bibliográficas.

1. Açaí. 2. Palmeiras - Amazônia. 3. Produção de mudas. 4. Manejo de luz I. Santos, Vanderley Borges dos (orientador). II. Lunz, Aurenny Maria Pereira (coorientadora). III. Título.

CDD: 338.1

CLEYTON SILVA DE ARAÚJO

PLASTICIDADE MORFOFISIOLÓGICA EM AÇAIZEIRO-SOLTEIRO
(*Euterpe precatoria* Mart.) ASSOCIADA À TOLERÂNCIA AO SOMBREAMENTO

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Produção Vegetal, Centro de Ciências Biológicas e da Natureza, Universidade Federal do Acre, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutor em Produção Vegetal.

APROVADO em 30 de setembro de 2025.

BANCA EXAMINADORA

Documento assinado digitalmente
 **VANDERLEY BORGES DOS SANTOS**
Data: 02/10/2025 16:18:27-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Dr. Vanderley Borges dos Santos (Presidente)
Universidade Federal do Acre - UFAC

Documento assinado digitalmente
 **REGINA LUCIA FELIX FERREIRA**
Data: 06/10/2025 12:57:25-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Dra. Regina Lucia Felix Ferreira (Membro)
Universidade Federal do Acre - UFAC

Documento assinado digitalmente
 **ROSANA CAVALCANTE DOS SANTOS**
Data: 06/10/2025 15:16:58-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Dra. Rosana Cavalcante dos Santos (Membro)
Instituto Federal do Acre - IFAC

Documento assinado digitalmente
 **FELIPPE COELHO DE SOUZA**
Data: 02/10/2025 16:50:10-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Dr. Felipe Coelho de Souza (Membro)
Universidade Federal do Acre - UFAC

Documento assinado digitalmente
 **CONCEICAO PAULA BANDEIRA RUFINO**
Data: 03/10/2025 10:56:49-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Dra. Conceição Paula Rufino Bandeira (Membro)
Secretaria Municipal de Agricultura de Plácido de Castro

Dedico esta tese à memória de minha mãe,
Raimunda Lúcio da Silva,
que partiu antes de ver este sonho concluído,
mas esteve presente em cada passo do caminho.
Foi o seu exemplo de coragem, trabalho e
generosidade que me ensinou a persistir
mesmo diante das maiores dificuldades. Sua fé
em mim sempre foi maior do que qualquer
insegurança que eu pudesse ter, e é a ela que
devo a força para chegar até aqui.
Que esta conquista seja também sua, mãe, e
que cada página desta tese carregue um pouco
do amor, do cuidado e da dignidade com que
você conduziu a nossa família.
Sinto saudade todos os dias, e sigo adiante
honrando o que aprendi com você.

AGRADECIMENTOS

Agradeço, em primeiro lugar, aos meus pais Raimunda Lúcio da Silva (*in memoriam*) e Raimundo Nonato Souza de Araújo, pelo amor incondicional, pelos sacrifícios silenciosos e por nunca medirem esforços para que eu pudesse estudar e seguir adiante. Estendo esse agradecimento a todos os demais membros da minha família, que sempre torceram por mim, acolheram minhas ausências e celebraram cada pequena conquista ao longo deste caminho.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Vanderley Borges dos Santos, pela confiança, pela orientação firme e paciente e por acompanhar minha trajetória desde o mestrado, contribuindo decisivamente para a minha formação científica e humana. À minha coorientadora, Dra. Aurenny Maria Pereira Lunz, pela orientação constante ao longo de mais de 12 anos, pelas inúmeras conversas, conselhos, correções e pela presença segura em todas as etapas da minha vida acadêmica.

À Prof.^a Almecina Balbina, pelo incentivo e por viabilizar o doutorado sanduíche no New York Botanical Garden (NYBG). Ao João Araújo, Fabian Michelangeli e ao Andrew Henderson, pela acolhida no NYBG e pelo aprendizado em um ambiente científico inspirador. Agradeço também ao Douglas Daly, à Jacquelyn Kallunki e à Silvana Monteiro, do NYBG, pelo apoio, pela amizade e pelos almoços sempre leves e divertidos, que tornaram o período no exterior muito mais acolhedor. À Karina Alves, companheira de jornada como Research Visitor, agradeço pela amizade, pelas conversas e pelos bons momentos compartilhados dentro e fora do laboratório.

Ao Renato Herrera, pelo apoio essencial durante minha permanência em Nova York e também depois desse período, pela ajuda prática, pelas palavras de incentivo e pelo companheirismo. Aos amigos Antônio Arlen, Paula Rufino, Jarderson Cassimiro, Lanna Bezerra e Anderson Rossi, pela amizade, pelas conversas e por tornarem o caminho mais leve.

Aos demais professores do Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, em especial à coordenadora Prof.^a Regina Ferreira, pelo apoio institucional, pelas contribuições na minha formação e pela participação nas bancas de qualificação e de defesa, enriquecendo este trabalho com críticas e sugestões valiosas. Aos demais membros das bancas de qualificação e de defesa, Romeu Andrade Neto, Prof. Eduardo Pacca, Prof.^a Rosana Souza e Prof. Felipe Coelho, pelas correções, sugestões e contribuições que aprimoraram este trabalho.

À Embrapa, pelo suporte e pela infraestrutura que possibilitaram a execução dos experimentos. E à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes), pelo apoio financeiro por meio das bolsas de doutorado e de doutorado sanduíche no exterior, que viabilizaram minha dedicação à pesquisa e a experiência no New York Botanical Garden.

“In the middle of difficulty lies opportunity.”
— Albert Einstein

RESUMO

Esta tese integra dois experimentos complementares para estabelecer diretrizes de manejo de luz em *Euterpe precatoria* na Amazônia Ocidental, conectando qualidade de muda em viveiro à performance inicial em campo. No viveiro (out/2021–out/2022), sob delineamento em blocos com cinco níveis de sombreamento (20–80%), foram monitoradas variáveis morfológicas bimestrais (altura, diâmetro do colo, número de folhas, SPAD), avaliadas área e massas foliares, biomassa aérea/radicular/total, índices de qualidade (H/SD, S/R, IQD) e métricas de crescimento (AGR, RGR, NAR, LAR, LMR, SLA), além de ajustes polinomiais (Sombra $\times$ MAP) e alometrias log–log. Converte-se para um ótimo intermediário (~45–55%) que maximiza biomassa total, área foliar e IQD, enquanto sombra alta ($\geq 80\%$) favorece alongamento ($\uparrow$ altura, $\uparrow$ H/SD) e níveis menores de sombra, especialmente nas fases mais tardias, melhoram espessamento e raízes. Em campo (jan/2021–jan/2025), mudas de 12 meses foram cultivadas sob 0, 18, 35, 50 e 65% de sombreamento; a dinâmica arquitetural (altura, diâmetro do colo e de copa, folhas e traços foliares) e as trocas gasosas (A, gs, E, Ci; EiUA, EiC) foram modeladas por LMM com termos lineares/quadráticos de tempo e luz, superfícies de resposta e análise multivariada, incorporando ainda precipitação e temperatura antecedentes (janelas de 60 dias e semestrais). Os resultados indicam ótimos operacionais em 35–50% nos anos iniciais e mostram que a retirada das telas (pós-sombra) induz “liberação por clareira”, com aumento de diâmetro do colo e de copa e redução de H/SD. A precipitação potencializa emissão foliar e expansão de copa, enquanto a temperatura recente impulsiona altura e espessamento, efeitos mais pronunciados sob sombreamento moderado. A integração viveiro–campo consolida um fluxo do tipo *Target Plant*: produzir mudas sob sombreamento intermediário para obter maior IQD e robustez, implantar em campo com níveis também intermediários e planejar a retirada das telas considerando janelas quentes e úmidas, de modo a mitigar fotoinibição e maximizar ganhos estruturais sem extrapolar a evidência experimental.

Palavras-chave: alometria funcional; Amazônia Ocidental; manejo de luz; palmeiras amazônicas; plasticidade fenotípica; produção de mudas.

ABSTRACT

This thesis integrates two complementary experiments to establish light-management guidelines for *Euterpe precatoria* in Western Amazonia, linking nursery seedling quality to early field performance. In the nursery (Oct/2021–Oct/2022), under a randomized block design with five shading levels (20–80%), we monitored bimonthly morphological variables (height, stem diameter, leaf number, SPAD), assessed leaf area and masses, aboveground/root/total biomass, quality indices (H/SD, S/R, DQI), and growth metrics (AGR, RGR, NAR, LAR, LMR, SLA), alongside polynomial fits (Shade $\times$ MAP) and log–log allometries. Results converge on an intermediate optimum (~45–55%) that maximizes total biomass, leaf area, and DQI, whereas high shade ($\geq 80\%$) favors elongation (greater height and H/SD); lower shade—especially in later stages—improves stem thickening and root biomass. In the field (Jan/2021–Jan/2025), 12-month seedlings were grown under 0, 18, 35, 50, and 65% shade; architectural dynamics (height, stem and crown diameters, leaves and foliar traits) and gas exchange (A, gs, E, Ci; instantaneous water-use efficiency and carboxylation efficiency) were modeled with linear mixed models (LMM) including linear/quadratic time and light terms, response surfaces, and multivariate analysis, also incorporating antecedent precipitation and temperature (60-day and semiannual windows). Findings indicate operational optima at 35–50% during the initial years and show that shade-cloth removal (post-shade) induces gap-release responses, with increased stem and crown diameter and reduced H/SD. Precipitation enhances leaf emission and crown expansion, while recent temperature boosts height and stem thickening—effects most pronounced under moderate shade. Nursery-to-field integration consolidates a *Target Plant* workflow: produce seedlings under intermediate shade to achieve higher DQI and robustness, establish field plantings with likewise intermediate shade, and schedule shade-cloth removal during warm, wet windows to mitigate photoinhibition and maximize structural gains without overstepping the experimental evidence base.

Keywords: Amazonian palms; functional allometry; light management; phenotypic plasticity; seedling production; Western Amazonia.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO II - INTEGRAÇÃO MORFOFUNCIONAL E ALOMÉTRICA EM MUDAS DE *Euterpe precatoria*: RESPOSTAS A GRADIENTES DE SOMBREAMENTO EM VIVEIRO

Figura 1.	Vista interna de casa de sombreamento utilizada no experimento, com mudas de <i>Euterpe precatoria</i> em sacos de polietileno dispostas em linhas. Rio Branco, AC.....	61
Figura 2.	Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após a repicagem (MAP, months after pricking out) para a altura (H) de mudas de <i>E. precatoria</i> Mart.....	64
Figura 3.	Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após a repicagem (MAP, months after pricking out) para diâmetro do colo (SD) de mudas de <i>E. precatoria</i> Mart.....	65
Figura 4.	Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após a repicagem (MAP, months after pricking out) para o número de folhas (NL) de mudas de <i>E. precatoria</i> Mart.....	65
Figura 5.	Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após a repicagem (MAP, months after pricking out) para as massas secas da parte aérea (SDM, A), raízes (RDM, B) e total (TDM, C) de mudas de <i>E. precatoria</i> Mart.....	66
Figura 6.	Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após a repicagem (MAP, months after pricking out) para a massa seca das folhas (LDM, A) e área foliar (LA, B) de mudas de <i>E. precatoria</i> Mart.....	67
Figura 7.	Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após a repicagem (MAP, months after pricking out) para as taxas de crescimento absoluto (AGR, A) e relativo (RGR, B) de mudas de <i>E. precatoria</i> Mart.....	68
Figura 8.	Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após a repicagem (MAP, months after pricking out) para as taxas de assimilação líquida (NAR, A) e área foliar específica (SLA, B) de mudas de <i>E. precatoria</i> Mart.....	68
Figura 9.	Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após a repicagem (MAP, months after pricking out) para a razão de área foliar (LAR, A) e razão de massa folia (LMR, B) de mudas de <i>E. precatoria</i> Mart.....	69
Figura 10.	Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após a repicagem (MAP, months after pricking out) para as relações altura/diâmetro (H/D ratio, A) e parte aérea/raíz (S/R ratio, B) de mudas de <i>E. precatoria</i> Mart.....	70
Figura 11.	Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após a repicagem (MAP, months after pricking out) para os índices de	

qualidade de Dickson (IQD, A) e SPAD (SPAD index, B) de mudas de <i>E. precatoria</i> Mart.....	70
Figura 12. Trajetórias alométricas (log-log) para $H \times SD$ (A), $SDM \times RDM$ (B) e $TDM \times LA$ (C) de mudas de <i>E. precatoria</i> Mart., com setas 2→12 MAP por nível de sombra.....	71
Figura 13. Mudas de açaizeiro-solteiro (<i>Euterpe precatoria</i> Mart.) sob diferentes níveis de sombreamento aos 4 (superior) e 12 (inferior) meses após a repicagem.....	72
CAPÍTULO III - DO SOMBREAMENTO À PLENA LUZ: PLASTICIDADE MORFOFISIOLÓGICA E RESPOSTA PÓS-SOMBRA DE <i>Euterpe precatoria</i> EM CONDIÇÕES DE SEQUEIRO NO SUDOESTE DA AMAZÔNIA	
Figura 1. Localização da área experimental na Amazônia Legal brasileira, estado do Acre, município de Rio Branco.....	89
Figura 2. Variação diária da precipitação (barras azuis) e da temperatura média do ar (linha vermelha) no período de janeiro de 2021 a janeiro de 2022, no município de Rio Branco, Acre.....	90
Figura 3. Área de pleno sol (A) e casas de sombreamento (18%, 35%, 50% e 65% de sombreamento, B-E) no momento da instalação do experimento.....	91
Figura 4. Crescimento em altura (H) de <i>Euterpe precatoria</i> ao longo de 12 meses após o plantio (MAP) sob níveis de sombreamento.....	100
Figura 5. Diâmetro do colo (SD) de <i>Euterpe precatoria</i> ao longo de 12 meses após o plantio (MAP) sob níveis de sombreamento.....	100
Figura 6. Relação altura/diâmetro (H/D ratio) de <i>Euterpe precatoria</i> ao longo de 12 meses após o plantio (MAP) sob níveis de sombreamento.....	101
Figura 7. Diâmetro da copa (CD) de <i>Euterpe precatoria</i> ao longo de 12 meses após o plantio (MAP) sob níveis de sombreamento.....	102
Figura 8. Número de folhas (NL; folhas planta-1 fisiologicamente ativas de <i>Euterpe precatoria</i> ao longo de 12 meses após o plantio (MAP) sob níveis de sombreamento.....	102
Figura 9. Valores observados e preditos em função da precipitação acumulada (mm) nos 60 dias anteriores à avaliação, para as variáveis H (círculo), SD (quadrado), CD (triângulo) e NL (losango), em seis tempos de mensuração (MAP).....	104
Figura 10. Valores observados e preditos em função da temperatura média (°C) nos 60 dias anteriores à avaliação, para as variáveis H (círculo), SD (quadrado), CD (triângulo) e NL (losango), em seis tempos de mensuração (MAP).....	104
Figura 11. Comprimento do raquis - RL (A) e número de pares de folíolos por folha - PLN (B) em função do sombreamento (%)......	105

Figura 12. Comprimento do folíolo central - CLL (A) e índice SPAD (B) em relação ao sombreamento.....	106
Figura 13. Fotossíntese líquida – A (A) e condutância estomática – Gs (B) em mudas de <i>Euterpe precatoria</i> sob diferentes níveis de sombreamento (%)......	107
Figura 14. Relação entre fotossíntese líquida – A e condutância estomática – Gs em mudas de <i>Euterpe precatoria</i> sob diferentes níveis de sombreamento (%)......	108
Figura 15. Respostas da transpiração – E (A) e da concentração intercelular de CO ₂ - Ci (B) de <i>Euterpe precatoria</i> a diferentes níveis de sombreamento (%)......	108
Figura 16. Eficiência no uso da água - EUA (A) e eficiência intrínseca no uso de CO ₂ - EiC (B) em função do sombreamento em <i>Euterpe precatoria</i>	109
Figura 17. Relações entre variáveis ambientais e respostas fisiológicas de <i>Euterpe precatoria</i> : (A) VpdL vs A; (B) Tleaf vs E; (C) RH_S vs EUA; e (D) PARo vs A.	110
Figura 18. Mapa de calor das cargas fatoriais rotacionadas para as variáveis morfofisiológicas de <i>Euterpe precatoria</i> , mostrando a associação de Fator 1 (crescimento e integração estrutural) e Fator 2 (comportamento estomático)....	111
Figura 19. Biplot da Análise Fatorial Exploratória para <i>Euterpe precatoria</i> , mostrando as pontuações das combinações MAP × sombra (marcadores coloridos) e os vetores das variáveis morfofisiológicas que definem os Fatores 1 e 2.	112
Figura 20. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após o plantio (MAP) para a altura de plantas (H) de <i>E. precatoria</i> cultivadas em campo durante 3 anos.	114
Figura 21. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após o plantio (MAP) para o diâmetro do colo (SD) de <i>E. precatoria</i> cultivadas em campo durante 3 anos.	115
Figura 22. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após o plantio (MAP) para a relação altura/diâmetro (H/D ratio) de <i>E. precatoria</i> cultivadas em campo durante 3 anos.	115
Figura 23. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após o plantio (MAP) para o diâmetro da cola (CD) de <i>E. precatoria</i> cultivadas em campo durante 3 anos.	116
Figura 24. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após o plantio (MAP) para o número de folhas (NL) de <i>E. precatoria</i> cultivadas em campo durante 3 anos.	117
Figura 25. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após o plantio (MAP) para a relação altura/diâmetro (H/D ratio) de <i>E. precatoria</i> cultivadas em campo durante 3 anos.	117

Figura 26. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após o plantio (MAP) para comprimento da raquis foliar (RL) de <i>E. precatoria</i> cultivadas em campo durante 3 anos.....	118
Figura 27. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após o plantio (MAP) para o número de pares de folíolos (PLN) de <i>E. precatoria</i> cultivadas em campo durante 3 anos.....	118
Figura 28. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após o plantio (MAP) para o comprimento do folíolo central (CLL) de <i>E. precatoria</i> cultivadas em campo durante 3 anos.....	119
Figura 29. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após o plantio (MAP) índice SPAD de <i>E. precatoria</i> cultivadas em campo durante 3 anos.....	119
Figura 30. Crescimento semestral em altura da planta (H) de <i>E. precatoria</i> cultivadas em campo durante 3 anos sob sombreamento (under shade) e um ano adicional após a remoção do sombreamento (after shade removal).....	121
Figura 31. Crescimento semestral em diâmetro do colo (SD) de <i>E. precatoria</i> cultivadas em campo durante 3 anos sob sombreamento (under shade) e um ano adicional após a remoção do sombreamento (after shade removal).....	121
Figura 32. Progressão semestral para a relação altura/diâmetro (H/D ratio) de <i>E. precatoria</i> cultivadas em campo durante 3 anos sob sombreamento (under shade) e um ano adicional após a remoção do sombreamento (after shade removal).....	122
Figura 33. Crescimento semestral em diâmetro da copa) de <i>E. precatoria</i> cultivadas em campo durante 3 anos sob sombreamento (under shade) e um ano adicional após a remoção do sombreamento (after shade removal).....	122
Figura 34. Progressão semestral do número de folhas (NL) de <i>E. precatoria</i> cultivadas em campo durante 3 anos sob sombreamento (under shade) e um ano adicional após a remoção do sombreamento (after shade removal).....	123
Figura 35. Progressão semestral do número de folhas (NL) de <i>E. precatoria</i> cultivadas em campo durante 3 anos sob sombreamento (under shade) e um ano adicional após a remoção do sombreamento (after shade removal).....	123
Figura 36. Incremento semestral para os períodos de jan/2021 a jan/2025 para altura (A), diâmetro do colo (B) diâmetro da copa (C) e número de folhas (D) de <i>E. precatoria</i> cultivadas em campo durante 3 anos sob sombreamento (Jan/21 a jan/2024) e um ano adicional após a remoção do sombreamento (Jan/24 a jan/2025).....	124
Figura 37. Incrementos semestrais de H (cm), SD (mm), DC (cm) e NL (folhas planta ⁻¹) em função do total de precipitação no semestre.....	125
Figura 38. Incrementos semestrais de H (cm), SD (mm), DC (cm) e NL (folhas planta ⁻¹) em função da média de temperatura no semestre.....	126

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO III - DO SOMBREAMENTO À PLENA LUZ: PLASTICIDADE MORFOFISIOLÓGICA E RESPOSTA PÓS-SOMBRA DE *Euterpe precatoria* EM CONDIÇÕES DE SEQUEIRO NO SUDOESTE DA AMAZÔNIA

Tabela 1. Resumo dos componentes de variância para variáveis morfológicas de plantas de <i>Euterpe precatoria</i> submetidas a níveis de sombreamento ao longo dos meses após o plantio (MAP)	99
Tabela 2. Estimativas de efeitos fixos e componentes de variância (efeito aleatório de sombreamento e erro residual) de modelos lineares de efeitos mistos (LMMs) para variáveis de crescimento de <i>Euterpe precatoria</i>	103
Tabela 3. Componentes de variância dos modelos lineares mistos (LMM) para variáveis morfofisiológicas de <i>Euterpe precatoria</i> entre 6 e 36 meses após o plantio, com efeitos fixos de tempo (MAP) e sombreamento e bloco como efeito fixo....	113
Tabela 4. Componentes de variância dos modelos lineares mistos (LMM) para variáveis morfofisiológicas de <i>Euterpe precatoria</i> entre 6 e 48 meses após o plantio, com efeitos fixos de tempo (MAP) e sombreamento e bloco como efeito fixo.....	120

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	18
------------------------	----

CAPÍTULO I - REVISÃO DE LITERATURA

1 REVISÃO DE LITERATURA	22
1.1 CARACTERIZAÇÃO GERAL DE <i>Euterpe precatoria</i>	23
1.1.1 Aspectos morfológicos	23
1.1.2 Aspectos ecológicos	24
1.1.3 Aspectos econômicos	26
1.1.4 Sustentabilidade e conservação	28
1.2 FUNDAMENTOS MORFOFISIOLÓGICOS DO SOMBREAMENTO EM PLANTAS..	31
1.2.1 Percepção luminosa e mecanismos de sinalização	31
1.2.2 Respostas morfológicas ao sombreamento	32
1.2.3 Ajustes fisiológicos e bioquímicos	34
1.2.4 Particularidades das palmeiras em condições de sombreamento	35
1.2.5 Respostas das plantas ao pós-sombra e abertura de clareiras	37
1.3 PRODUÇÃO DE MUDAS E SOMBREAMENTO EM PALMEIRAS DO GÊNERO <i>Euterpe</i>	38
1.3.1 Características ecofisiológicas e necessidades de sombreamento	39
1.3.2 Níveis ótimos de sombreamento para produção de mudas	39
1.3.3 Sistemas de sombreamento e tecnologias de viveiro	40
1.3.4 Critérios de qualidade e avaliação de mudas	41
1.3.6 Aclimação e preparo para transplantio	43
1.4 IMPLICAÇÕES PRÁTICAS DO SOMBREAMENTO EM CONSÓRCIOS	44
REFERÊNCIAS	48

CAPÍTULO II - INTEGRAÇÃO MORFOFUNCIONAL E ALOMÉTRICA EM MUDAS DE *Euterpe precatoria*: RESPOSTAS A GRADIENTES DE SOMBREAMENTO EM VIVEIRO

1 INTRODUÇÃO.....	58
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	60
2.1. LOCALIZAÇÃO DO EXPERIMENTO E CONDIÇÕES CLIMÁTICAS	60
2.2. MATERIAL VEGETAL E PRODUÇÃO DE MUDAS	60

2.3. DELINEAMENTO EXPERIMENTAL E TRATAMENTOS	60
2.4. MANEJO DE IRRIGAÇÃO, ADUBAÇÃO E FITOSSANIDADE	60
2.5. CRONOGRAMA E AVALIAÇÕES NÃO DESTRUTIVAS	61
2.6. AVALIAÇÕES DESTRUTIVAS - ÁREA FOLIAR E BIOMASSA	61
2.7. ÍNDICES MORFOLÓGICOS E DE QUALIDADE	62
2.8. ANÁLISE DE CRESCIMENTO (INTERVALOS BIMESTRAIS)	62
2.9. ANÁLISES ESTATÍSTICAS	63
3 RESULTADOS	64
3.1 CRESCIMENTO NÃO DESTRUTIVO	64
3.2 BIOMASSA E ÁREA FOLIAR	66
3.3 TAXAS DE CRESCIMENTO	67
3.4 QUALIDADE DAS MUDAS	69
3.5 ANÁLISE ALOMÉTRICA	71
4 DISCUSSÃO	73
4.1 RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS E SÍNDROME DE ESTIOLAMENTO	73
4.2 ESTRATÉGIAS DE ALOCAÇÃO DE CARBONO E ARQUITETURA FOLIAR.....	74
4.3 DINÂMICA ONTOGENÉTICA E PLASTICIDADE FENOTÍPICA.....	76
4.4 TRADE-OFFS ECOFISIOLÓGICOS E IMPLICAÇÕES SILVICULTURAIS.....	77
5 CONCLUSÕES	80
REFERÊNCIAS	81

CAPÍTULO III - DO SOMBREAMENTO À PLENA LUZ: PLASTICIDADE MORFOFISIOLÓGICA E RESPOSTA PÓS-SOMBRA DE *Euterpe precatoria* EM CONDIÇÕES DE SEQUEIRO NO SUDOESTE DA AMAZÔNIA

1 INTRODUÇÃO	87
2 MATERIAL E MÉTODOS	89
2.1 LOCALIZAÇÃO E CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO.....	89
2.2 MATERIAL PROPAGATIVO E PREPARO DA ÁREA	90
2.3 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL E MANEJO	90
2.4 AVALIAÇÕES MORFOLÓGICAS	91
2.5 AVALIAÇÕES FISIOLÓGICAS.....	92
2.6 ANÁLISES ESTATÍSTICAS	93
2.6.1 <i>Estabelecimento em campo</i>	93
2.6.2 <i>Cresecimento com sombreamento (6–36 MAP)</i>	95
2.6.3 <i>Pós-sombreamento (42 e 48 MAP)</i>	96

2.6.4 Incrementos semestrais	97
3 RESULTADOS	99
3.1 ESTABELECIMENTO EM CAMPO	99
3.1.1 Arquitetura e modelagem de crescimento de <i>Euterpe precatoria</i>	99
3.1.2 Influência climática no estabelecimento em campo	103
3.1.3 Plasticidade morfofisiológica foliar em função do sombreamento	105
3.1.4 Desempenho fisiológico ao gradiente de sombra	106
3.1.5 Análise fatorial exploratória das variáveis morfofisiológicas	110
3.2 PADRÕES GERAIS DE CRESCIMENTO EM CAMPO	113
3.2.1 Sob Sombreamento (6–36 MAP)	113
3.2.2 Crescimento pós-sombreamento (42–48 MAP)	120
3.2.3 Incrementos semestrais e sazonalidade	123
3.2.4 Crescimento versus clima	125
4 DISCUSSÃO	127
4.1 PLASTICIDADE MORFOFISIOLÓGICA E ESTRATÉGIAS DE ACLIMATAÇÃO AO SOMBREAMENTO	127
4.2 ACLIMATAÇÃO FOTOSSINTÉTICA E EFICIÊNCIA NO USO DE RECURSOS	129
4.3 DINÂMICA PÓS-SOMBREAMENTO: LIBERAÇÃO POR CLAREIRA E REMODELAÇÃO ARQUITETURAL	131
4.4 INTERAÇÕES CLIMA × SOMBREAMENTO: MODULAÇÃO DO CRESCIMENTO POR ÁGUA E TEMPERATURA	132
4.5 CONTEXTO BIOGEOGRÁFICO: HIPERDOMINÂNCIA, DISTRIBUIÇÃO E VARIAÇÃO POPULACIONAL	135
4.6 IMPLICAÇÕES ECOLÓGICAS E APLICADAS.	136
5 CONCLUSÕES	139
REFERÊNCIAS	140
 CONSIDERAÇÕES FINAIS	 156
REFERÊNCIAS GERAIS	159

INTRODUÇÃO GERAL

A Bacia Amazônica representa um dos ecossistemas mais biodiversos do planeta, provendo serviços ecossistêmicos essenciais como sequestro de carbono, regulação climática e conservação da biodiversidade (Leal Filho et al., 2025). Contudo, a região enfrenta pressões ambientais sem precedentes decorrentes do desmatamento, das mudanças climáticas e do uso insustentável de recursos, com perda substancial de cobertura florestal e persistência de taxas elevadas de supressão (Albert et al., 2023; Butt et al., 2023). A resultante fragmentação da paisagem — um mosaico de remanescentes florestais, pastagens degradadas e áreas agrícolas abandonadas — impõe desafios à restauração ecológica e ao mesmo tempo cria janelas de oportunidade para intervenções estratégicas (Nunes et al., 2020).

Nesse contexto, as palmeiras nativas se destacam como componentes-chave em estratégias de restauração por aliarem função ecológica, resiliência e potencial de uso econômico. Entre elas, *Euterpe precatoria* Mart. — o açazeiro-solteiro — reúne atributos que a qualificam como espécie âncora para projetos de recomposição florestal e sistemas produtivos sustentáveis na Amazônia Ocidental (Araújo et al., 2020; Rocha et al., 2025). Espécie monocaule amplamente distribuída em várzeas e terras firmes, *E. precatoria* ocorre em gradientes de luminosidade que vão de sub-bosques densos a clareiras parcialmente abertas, sugerindo adaptação a regimes variáveis de luz — um traço particularmente relevante para restauração em paisagens heterogêneas (Avalos, 2016; Brum; Souza, 2020; Paniagua-Zambrana; Bussmann; Macía, 2017).

A importância ecológica de *E. precatoria* transcende a presença individual. Com grandes folhas pinadas capazes de modular temperatura e umidade do ar próximo ao dossel inferior, a espécie atua como engenheira de ecossistema ao criar microambientes sombreados que facilitam o estabelecimento de outras plantas, favorecendo processos sucessionais e aumentando a complexidade estrutural do sub-bosque (Avalos; Fernández-Otárola; Engeln, 2013). Em paralelo, seu valor socioeconômico é expressivo: os frutos apresentam alto teor de antocianinas, ácidos graxos e minerais, abastecem cadeias locais de valor e respondem a mercados de alimentos funcionais (Martinot; Pereira; Silva, 2017; Silveira et al., 2023; Yamaguchi et al., 2015). Estimativas regionais para o gênero *Euterpe* apontam retorno econômico anual por hectare capaz de integrar conservação e geração de renda, fortalecendo a viabilidade de projetos de restauração produtiva (IBGE, 2025).

Apesar desses atributos, persistem lacunas críticas sobre a ecologia funcional de *E. precatoria*, notadamente quanto às exigências edafoclimáticas e às respostas ao ambiente

luminoso durante o estabelecimento. Em palmeiras tropicais, o desempenho inicial frequentemente depende de níveis específicos de sombreamento, ainda que muitas espécies mantenham capacidade de aclimação a aumentos graduais de luz à medida que crescem (Brum; Souza, 2020; Silva; Lauterjung; Reis, 2020). Assim, delinear a faixa de luz que otimiza sobrevivência e crescimento inicial — em viveiro e em campo — é condição necessária para elaborar protocolos eficientes de produção de mudas e de manejo em projetos de restauração. Condições luminosas inadequadas, sobretudo em estágios juvenis, podem elevar a mortalidade e comprometer metas ecológicas e econômicas.

A literatura disponível para *E. precatoria* ainda é concentrada em condições de viveiro (Almeida et al., 2018; Silva Neto et al., 2015), com menos evidências integrando respostas em campo sob variabilidade ambiental realista (Avalos, 2016). Além disso, embora características de tolerância à sombra típicas de palmeiras de sub-bosque tenham sido descritas (Brum; Souza, 2020; Poorter, 1999), permanece pouco quantificada a faixa ótima de luminosidade para maximizar desempenho em campo. A ausência dessa informação limita o desenho de arranjos e cronogramas de sombreamento (natural ou artificial) em restauração e em sistemas agroflorestais.

Outra dimensão pouco explorada é a interação entre luz e clima. Projeções para a Amazônia indicam maior variabilidade térmica e alterações no regime de precipitação, condições com potencial para modificar o balanço entre captura de luz e proteção fotoquímica, o particionamento de recursos e, conseqüentemente, o crescimento e a sobrevivência no estabelecimento (Marengo; Espinoza, 2018; Mu; Jones, 2022). Entender como a tolerância à sombra se combina com a sensibilidade hídrica e térmica é essencial para propor estratégias de manejo adaptativo robustas a cenários climáticos em transformação.

Do ponto de vista mecanístico, a plasticidade morfofisiológica é central. Respostas plásticas a gradientes de luz incluem ajustes coordenados de arquitetura, morfologia foliar e processos fisiológicos, que juntas definem o nicho de tolerância e o desempenho ao longo do tempo (Rapnouil et al., 2023). Embora a plasticidade seja um princípio geral em plantas tropicais, magnitudes e limites de aclimação variam entre espécies (Schneider, 2022; Forsman, 2015). Caracterizar esses ajustes em *E. precatoria* gera insights ecológicos sobre palmeiras amazônicas e subsidia decisões práticas de viveiro e de campo.

Práticas de restauração na Amazônia frequentemente priorizam espécies pioneiras de rápido crescimento, eficazes para cobertura inicial, mas nem sempre capazes de recuperar, sozinhas, a complexidade estrutural e as funções ecossistêmicas de longo prazo (Moreno-Mateos et al., 2020). Integrar espécies nativas economicamente relevantes como *E. precatoria*

pode mitigar essa limitação ao aliar serviços ecológicos e incentivos econômicos, ampliando a sustentabilidade técnica e financeira dos projetos (Chazdon; Guariguata, 2016). Para tanto, é indispensável entender requisitos de estabelecimento e respostas a intervenções de manejo, especialmente no que tange à luz.

Diante disso, esta tese foi concebida para preencher lacunas sobre a tolerância à sombra e a plasticidade morfofisiológica de *E. precatoria* ao longo do gradiente viveiro-campo. O Capítulo 1 apresenta uma revisão de literatura sobre o açazeiro (*Euterpe* spp., com foco em *E. precatoria*), produção de mudas e efeitos do sombreamento no crescimento e na fisiologia de plantas — com ênfase em palmeiras — consolidando fundamentos teóricos e evidências aplicáveis à restauração. O Capítulo 2 relata um experimento em viveiro sob sombreamento artificial, no qual se testaram níveis de sombra sobre o crescimento e a qualidade morfológica de mudas, visando identificar faixas ótimas de luz para produção e transplântio. O Capítulo 3 descreve um experimento de campo em sistema de sequeiro com níveis distintos de sombra, avaliando o estabelecimento (primeiro ano) com ênfase em respostas fisiológicas, o crescimento nos três primeiros anos de cultivo e um quarto ano subsequente sem sombreamento, para verificar persistência, reversibilidade ou custos da aclimação inicial.

De forma integrada, a tese testa a hipótese de que níveis intermediários de sombreamento maximizam o desempenho inicial de *E. precatoria*, ao promoverem um compromisso favorável entre captura de luz e mitigação de estresse térmico-hídrico; que a espécie exibe plasticidade morfofisiológica coordenada ao longo do gradiente luminoso, ajustando arquitetura e fisiologia para sustentar crescimento; e que os efeitos iniciais do sombreamento podem influenciar trajetórias de crescimento em campo, com possível atenuação após a retirada da sombra conforme a ontogenia e as condições climáticas. Ao articular revisão, evidências de viveiro e validação em campo, os resultados oferecem diretrizes práticas para protocolos de produção de mudas, planejamento de sombreamento em restauração e manejo adaptativo diante de variabilidade climática na Amazônia.

CAPÍTULO I
REVISÃO DE LITERATURA

1 REVISÃO DE LITERATURA

A Amazônia abriga uma das maiores diversidades de palmeiras do planeta: a flora de palmeiras da região compreende cerca de 35 gêneros e mais de 170 espécies de Arecaceae, com maior riqueza nas porções oeste e central da bacia amazônica (Alvez-Valles et al., 2018). Ecologicamente, os frutos de palmeiras sustentam uma parcela expressiva da fauna vertebrada — aves, mamíferos, peixes e répteis utilizam esses frutos como recurso alimentar principal ou complementar. Sínteses recentes compilaram registros de 273 espécies de vertebrados consumindo frutos de 106 espécies de palmeiras neotropicais (Muñoz; Trøjelsgaard; Kissling, 2019; Dracxler; Kissling, 2022), em consonância com a importância já destacada em obras clássicas sobre a ecologia de palmeiras amazônicas (Henderson, 1995). Cultural e economicamente, as palmeiras são amplamente manejadas por povos indígenas e comunidades ribeirinhas para a produção de alimentos, fibras, materiais e óleos, além de movimentarem cadeias de valor relevantes — notadamente o açaí, cujo mercado cresceu rapidamente nas últimas décadas, impulsionado pelo reconhecimento como alimento funcional e pela inserção em mercados nacionais e internacionais (Brondízio, 2008; Yamaguchi et al., 2015; Silveira et al., 2023; Teixeira et al., 2024).

O gênero *Euterpe* Mart. reúne sete espécies neotropicais distribuídas da América Central à Amazônia, cinco delas nativas do Brasil, e se destaca pela elevada importância ecológica e socioeconômica (Henderson, 1995; Teixeira et al., 2024). As espécies do gênero são palmeiras de estipe solitário ou cespitoso, com folhas pinadas e inflorescências infrafoliares; seus frutos são drupas arroxeadas, de polpa oleaginosa rica em antocianinas, lipídios e outros compostos bioativos (Rocha et al., 2025; Kang et al., 2012; Yamaguchi et al., 2015; Silveira et al., 2023). Entre as espécies de maior relevância comercial, destacam-se *Euterpe oleracea* Mart. (açaizeiro-de-touceira) e *Euterpe precatoria* Mart. (açaizeiro-solteiro ou açaí-do-Amazonas), principais fontes de frutos utilizados na produção de polpa de açaí (Silveira et al., 2023; Paniagua-Zambrana; Bussmann; Macía, 2017; Teixeira et al., 2024).

Foco desta revisão, *E. precatoria* apresenta ampla distribuição na bacia amazônica e elevada abundância, formando densas populações em florestas de terra firme, mas também ocorrendo em baixios e florestas sazonalmente alagadas (Isaza et al., 2017; Brum; Souza, 2020; Rocha et al., 2025). Em contraste, *E. oleracea* é típica de florestas de várzea e igapós do estuário amazônico, onde forma touceiras densas em solos sazonalmente inundados e é intensamente manejada para extração de frutos e palmito (Henderson, 1995; Brondízio, 2008; Silveira et al., 2023). Essas diferenças na história de vida e nos ambientes de ocorrência conferem a *E.*

precatoria um papel estratégico em sistemas de produção e restauração em terras firmes da Amazônia ocidental, ao mesmo tempo em que tornam particularmente relevante a compreensão de suas respostas ecofisiológicas a gradientes de luz e de outros recursos, tema central das seções seguintes.

1.1 CARACTERIZAÇÃO GERAL DE *Euterpe precatoria*

Euterpe precatoria Mart. é uma palmeira nativa amplamente distribuída na bacia amazônica, reconhecida como uma das espécies de maior importância ecológica e socioeconômica da região. Levantamentos florísticos e sínteses biogeográficas a registram desde a Colômbia, Venezuela e Guianas até Peru, Bolívia e Brasil, como componente frequente de florestas úmidas de baixa altitude (Henderson; Galeano; Bernal, 1995; Pintaud et al., 2008; Rocha et al., 2025). Seus frutos são amplamente explorados para produção de polpa de açaí por comunidades ribeirinhas e povos indígenas, configurando um produto florestal não madeireiro central para a subsistência e geração de renda em diferentes regiões amazônicas (Paniagua-Zambrana; Bussmann; Macía, 2017; Ramos et al., 2018).

Na Amazônia brasileira, a espécie é conhecida por diversos nomes populares, como “açaí-do-Amazonas”, “açaí-solteiro” e simplesmente “açaí”, enquanto em contextos andino-amazônicos predominam denominações locais equivalentes associadas ao uso dos frutos (Paniagua-Zambrana; Bussmann; Macía, 2017; Ramos et al., 2018; Rocha et al., 2025). Dados de herbário e compilações taxonômicas indicam que, no Brasil, *E. precatoria* ocorre principalmente em Acre, Amazonas, Amapá, Pará, Rondônia, Roraima e norte de Mato Grosso, sobretudo em florestas de terra firme, mas também em ambientes associados a baixios e margens de rios (Flora do Brasil 2020; Pintaud et al., 2008; Rocha et al., 2025). Essa ampla distribuição, aliada à forte inserção em sistemas extrativistas, reforça o papel estratégico da espécie em iniciativas de manejo florestal e restauração ecológica na Amazônia.

1.1.1 Aspectos morfológicos

Euterpe precatoria é uma palmeira monocaule, com estipe solitário que pode atingir cerca de 3–20 m de altura e 4–23 cm de diâmetro, apresentando porte esguio e coroa apical de folhas pinadas (Henderson; Galeano; Bernal, 1995; Rocha et al., 2025; Flora do Brasil 2020). Essa condição a distingue de *Euterpe oleracea*, espécie tipicamente cespitosa, com múltiplos perfilhos basais formando touceiras densas (Henderson; Galeano; Bernal, 1995; Ramos et al., 2018; Silveira et al., 2023; Teixeira et al., 2025).

O sistema radicular é fasciculado, típico de Arecaceae, com raízes adventícias que emergem em anéis na base do estipe. Em indivíduos de maior porte, essas raízes formam um conjunto de raízes escora (*stilt roots*) organizado em “cone” ao redor do tronco, aumentando a estabilidade mecânica em encostas e solos menos profundos (Avalos; Fernández-Otárola, 2010). Internamente, o estipe apresenta parênquima atravessado por feixes vasculares dispersos, arranjo estrutural característico de palmeiras que combina flexibilidade e resistência à quebra sob ventos e carga mecânica (Tomlinson, 1990; Henderson; Galeano; Bernal, 1995).

A copa geralmente é composta por cerca de 10–15 folhas pinadas, com ráquis que podem alcançar aproximadamente 3–4 m de comprimento; os numerosos folíolos lineares, dispostos em mais de um plano ao longo da ráquis, conferem aspecto pendente à coroa (Henderson; Galeano; Bernal, 1995; Avalos; Fernández-Otárola, 2010; Rocha et al., 2025). A textura relativamente coriácea dos folíolos contribui para reduzir a perda de água e resistir à ação de ventos, enquanto o pecíolo e a bainha foliar envolvem e protegem o meristema apical.

A espécie é monóica, com inflorescências infrafoliares do tipo espádice, ramificadas em ráquulas que portam flores organizadas em tríades — uma flor pistilada central e duas estaminadas laterais (Küchmeister; Silberbauer-Gottsberger; Gottsberger, 1997). Em uma mesma estação reprodutiva, um indivíduo pode produzir de uma a quatro inflorescências, com antese prolongada e fortemente dicogâmica: a fase masculina antecede a feminina (protandria), favorecendo a fecundação cruzada e reduzindo a endogamia (Küchmeister; Silberbauer-Gottsberger; Gottsberger, 1997; Ramos et al., 2018).

Os frutos são drupas globosas, de coloração roxo-escuro quando maduros, com epicarpo liso e brilhante, mesocarpo oleaginoso rico em antocianinas e outros compostos fenólicos, endocarpo rígido e uma semente com endosperma sólido e embrião basal (Henderson; Galeano; Bernal, 1995; Kang et al., 2012; Yamaguchi et al., 2015; Silveira et al., 2023; Rocha et al., 2025). O tamanho e a produção de cachos variam amplamente entre populações e ambientes, refletindo diferenças em idade das plantas, condições edafoclimáticas e intensidade de manejo extrativista (Paniagua-Zambrana; Bussmann; Macía, 2017; Ramos et al., 2018; Rocha et al., 2025).

1.1.2 Aspectos ecológicos

Ao longo de sua ampla distribuição, *Euterpe precatoria* ocorre predominantemente em florestas úmidas de baixa altitude, mas é registrada desde áreas próximas ao nível do mar até encostas andino-amazônicas em torno de 1.000–1.200 m, segundo levantamentos florísticos e gradientes altitudinais na região andino-amazônica (Pintaud et al., 2008; Veintimilla et al.,

2019). Na Amazônia brasileira, é particularmente comum em florestas de terra firme sobre solos bem drenados, embora também forme populações expressivas em ambientes sujeitos a inundações sazonais, como várzeas internas e margens de rios (Henderson; Galeano; Bernal, 1995; Paniagua-Zambrana; Bussmann; Macía, 2017; Rocha; Viana, 2004).

As condições climáticas predominantes em grande parte de sua área de ocorrência são típicas da Amazônia úmida, com temperaturas médias anuais em torno de 24–27 °C e precipitação anual geralmente superior a 2.000 mm, podendo ultrapassar 3.000 mm em setores mais chuvosos da bacia (Marengo et al., 2024; Marengo; Espinoza, 2018). Dentro desse contexto, *E. precatoria* é encontrada tanto em regiões com estação seca curta quanto em áreas sujeitas a déficits hídricos mais prolongados, mostrando capacidade de persistir sob diferentes regimes de alagamento e disponibilidade de água no solo, incluindo populações em florestas sazonalmente inundadas e em terra firme (Isaza et al., 2017; Brum; Souza, 2020).

Do ponto de vista funcional, *E. precatoria* tem sido descrita como espécie de sub-bosque a dossel inferior, com indivíduos adultos que requerem maior disponibilidade de luz para manter crescimento e frutificação, enquanto plântulas e juvenis toleram sombreamento moderado sob o dossel, beneficiando-se de incrementos de luz associados à abertura de clareiras (Avalos, 2016; Fernández-Otárola; Avalos, 2014; Gatti; Campanello; Goldstein, 2011). Essa combinação de tolerância inicial à sombra e resposta positiva ao aumento de luz contribui para sua presença em diferentes estágios sucessionais e favorece o uso da espécie em restauração florestal e sistemas agroflorestais, especialmente em paisagens perturbadas (Chazdon; Guariguata, 2016; Callo-Concha et al., 2018).

A fenologia reprodutiva varia regionalmente ao longo da Amazônia. Na região de Manaus, estudos de biologia floral registram floração concentrada, em média, entre outubro e março, seguida de frutificação nos meses subsequentes (Küchmeister; Silberbauer-Gottsberger; Gottsberger, 1997). A espécie é predominantemente entomófila, com inflorescências visitadas sobretudo por besouros (Curculionidae, entre outros grupos) e abelhas, em um sistema de polinização caracterizado por forte protandria e necessidade de alogamia (Küchmeister; Silberbauer-Gottsberger; Gottsberger, 1997; Ramos et al., 2018).

Os frutos são dispersos por uma ampla gama de frugívoros, incluindo tucanos (Ramphastidae), cracídeos (Cracidae), outros pássaros de médio porte, mamíferos como roedores e primatas, além de dispersão secundária associada a rios e à própria ação humana na coleta e transporte de frutos (Küchmeister; Silberbauer-Gottsberger; Gottsberger, 1997; Ramos et al., 2018; Muñoz; Trøjelsgaard; Kissling, 2019). A espécie, portanto, integra complexas redes

de interação planta-animal, atuando tanto como recurso alimentar de alta qualidade quanto como componente estrutural importante da floresta.

Em síntese, a plasticidade ecológica de *E. precatoria* — combinando ampla distribuição geográfica, tolerância a gradientes ambientais (umidade, tipo de solo, luminosidade), elevada importância como recurso alimentar para a fauna e forte inserção em sistemas extrativistas — explica seu destaque em paisagens amazônicas e seu potencial como espécie-chave em estratégias de restauração florestal e manejo sustentável de frutos (Pintaud et al., 2008; Paniagua-Zambrana; Bussmann; Macía, 2017; Chazdon; Guariguata, 2016).

1.1.3 Aspectos econômicos

O açaí-do-amazonas (*Euterpe precatoria* Mart.) é hoje reconhecido como um dos principais recursos florestais não madeireiros da Amazônia ocidental, com papel direto na renda e na segurança alimentar de comunidades ribeirinhas e indígenas. Sínteses recentes indicam que a espécie vem ganhando relevância como alternativa (ou complemento) ao açaí de *Euterpe oleracea* em mercados regionais, nacionais e internacionais, especialmente na porção ocidental da bacia (Rocha et al., 2025). Estudos socioecológicos em áreas extrativistas do Acre mostram que a coleta de frutos de *E. precatoria* é central para a economia de numerosas famílias, estruturando redes de comercialização que conectam comunidades ribeirinhas a polos urbanos (Lopes et al., 2019). Situações análogas são descritas para a Amazônia colombiana, onde o “asaí” (*E. precatoria*) é manejado em populações naturais e responde por parcela importante da renda familiar e do consumo local (Isaza; Galeano; Bernal, 2014).

Diferentemente do açaí de *E. oleracea*, cuja produção se concentra historicamente no estuário do Pará, a exploração de *E. precatoria* é mais expressiva em estados como Acre, Rondônia e Amazonas, com forte base extrativista, mas também com experiências de cultivo, enriquecimento de capoeiras e arranjos agroflorestais (Lopes et al., 2019; Rocha et al., 2025). Nessas paisagens, a espécie se insere em mosaicos de usos do solo (roçados, capoeiras, florestas de terra firme e de baixio), o que reforça seu papel em estratégias de diversificação produtiva e de manutenção da cobertura florestal.

Em populações naturais, a produtividade por planta é altamente variável, refletindo diferenças de idade, condições edáficas, disponibilidade hídrica e intensidade de manejo. Levantamentos em comunidades da Amazônia colombiana apontam amplitudes marcantes na produção de cachos e na massa de frutos por planta, bem como forte variação interanual associada à precipitação e à frequência de colheita (Isaza; Galeano; Bernal, 2014). Revisão sistemática sobre *E. precatoria* registra padrão similar em distintas regiões amazônicas, com

produtividades médias relativamente baixas em áreas de terra firme mais seca e rendimentos maiores em sítios mais úmidos ou com algum grau de manejo (Rocha et al., 2025). Estudos recentes em sistemas produtivos no sul do Amazonas reforçam esse quadro e indicam que práticas de manejo adequadas podem elevar significativamente a produtividade de frutos sem comprometer a estrutura das populações (Melo; Costa; Silva, 2024).

Práticas de manejo com potencial de incrementar a produção vêm sendo testadas ou recomendadas em diferentes contextos, incluindo limpeza do sub-bosque, abertura controlada do dossel, seleção e marcação de matrizes produtivas, adubação complementar e definição de alturas máximas de colheita para reduzir riscos (Melo; Costa; Silva, 2024; Cartaxo et al., 2020; Rocha et al., 2025). Orientações técnicas voltadas ao Acre, por exemplo, detalham boas práticas de coleta e pós-coleta (ponto ideal de maturação, manuseio higiênico dos cachos, redução do tempo entre colheita e processamento) como componentes centrais para conciliar qualidade do produto e manutenção da capacidade produtiva das populações (Cartaxo et al., 2020; Ferreira et al., 2025).

O processamento do açaí de *E. precatoria* segue etapas semelhantes às utilizadas para o açaí de *E. oleracea*: desinfecção e maceração/amolecimento dos frutos em água, despulpa mecânica, peneiramento e refrigeração ou congelamento da polpa. A literatura indica que o rendimento de polpa (kg de polpa por kg de fruto) e o teor de sólidos totais variam conforme a procedência, o grau de maturação dos frutos e o protocolo de processamento, podendo diferir moderadamente dos valores típicos de *E. oleracea* (Rocha et al., 2025). Ainda assim, a intensa coloração roxo-escura da polpa e a alta estabilidade da cor após o processamento são atributos consistentemente registrados para *E. precatoria* e valorizados pela indústria de alimentos e bebidas (Kang et al., 2012; Rocha et al., 2025).

A composição da polpa de *E. precatoria* é caracterizada por elevado teor de lipídios (com predominância de ácido oleico), fibras alimentares e uma fração expressiva de compostos fenólicos, incluindo antocianinas. Estudos comparativos mostraram que a polpa de *E. precatoria* apresenta capacidade antioxidante e efeitos anti-inflamatórios superiores aos de *E. oleracea* em diferentes ensaios químicos e celulares, resultado associado ao maior teor de fenólicos totais, carotenoides e antocianinas (Kang et al., 2012). Revisão sistemática recente reforça que esses perfis funcionais sustentam o enquadramento do açaí-do-amazonas como alimento com alto potencial nutracêutico, com aplicações em formulações de sucos, polpas congeladas, produtos lácteos, suplementos e ingredientes para a indústria cosmética (Rocha et al., 2025).

Além da polpa, *E. precatoria* é explorada como fonte de palmito. Por se tratar de palmeira monocaule, a extração do “coração” implica a morte do indivíduo, de modo que regimes de corte sem reposição adequada podem reduzir rapidamente a densidade de plantas adultas e comprometer a regeneração natural (Henderson, 1995; Rocha et al., 2025). Evidências de sistemas estuarinos manejados com *E. oleracea* mostram que a intensificação baseada apenas em aumentar a densidade de açazeiros, sem salvaguardas ecológicas, leva ao empobrecimento da assembleia arbórea e à perda de riqueza e de diversidade funcional de árvores (Freitas et al., 2021). Esses resultados são amplamente considerados como advertência para o desenho de políticas de manejo de *E. precatoria* em áreas de terra firme e baixios (Rocha et al., 2025).

O estipe de *E. precatoria* é amplamente utilizado em construções rurais (estacas, ripas, estruturas de casas e currais), enquanto as folhas fornecem fibras e ráquis para artesanato, cestos, esteiras e outros produtos, atividades que geram renda complementar, frequentemente protagonizada por mulheres em comunidades tradicionais (Henderson, 1995; Paniagua-Zambrana; Bussmann; Macía, 2017; Rocha et al., 2025). O porte esguio e a copa elegante têm favorecido, ainda, o uso ornamental da espécie em projetos paisagísticos urbanos e rurais, criando nichos de mercado adicionais para mudas e plantas adultas (Rocha et al., 2025).

Por fim, a forte sazonalidade da frutificação em muitas regiões impõe desafios logísticos à cadeia produtiva. A concentração de oferta em poucos meses do ano aumenta a dependência de estratégias de conservação e estocagem (congelamento, liofilização, pasteurização), além de exigir melhorias em transporte, infraestrutura de processamento e mecanismos de coordenação entre produtores, intermediários e indústrias (Lopes et al., 2019; Cartaxo et al., 2020; Ferreira, 2025; Rocha et al., 2025). A crescente demanda por certificações socioambientais e rastreabilidade ao longo da cadeia pressiona por investimentos contínuos em qualidade, transparência e governança setorial (Lopes et al., 2019; Rocha et al., 2025).

1.1.4 Sustentabilidade e conservação

Sínteses recentes sobre *Euterpe precatoria* indicam que, em escala de bacia, a espécie é atualmente classificada como de “pouco preocupante” (Least Concern) em listas globais, com populações amplamente distribuídas na Amazônia sul-americana (Canteiro, 2021; Rocha, 2004; Rocha et al., 2025). No entanto, essa avaliação global oculta cenários locais de pressão, associados à combinação entre desmatamento, fragmentação florestal, queimadas recorrentes e formas predatórias de exploração de frutos e palmito (Rocha; Viana, 2004; Rocha et al., 2025). Em regiões onde *E. precatoria* assume papel de espécie-chave para segurança alimentar e

geração de renda, esses processos podem reduzir a resiliência das populações e comprometer a provisão de serviços ecossistêmicos.

A ameaça direta mais evidente decorre do corte de palmeiras para extração de palmito. Como espécie monocaule, a remoção do meristema apical leva à morte da planta e à interrupção de sua contribuição reprodutiva, de modo que taxas de corte acima da capacidade de reposição comprometem rapidamente a estrutura etária e a regeneração natural (Henderson, 1995; Rocha; Viana, 2004; Rocha et al., 2025). Em paisagens onde o componente *Euterpe* é intensificado para fins comerciais, estudos em florestas estuarinas manejadas para produção de frutos de *E. oleracea* mostram que o aumento da densidade de açazeiros reduz significativamente a abundância e a riqueza de espécies arbóreas, além de diminuir a diversidade funcional das assembleias lenhosas (Freitas et al., 2021; Carvalho; Alves; Carneiro, 2021). Esses resultados sugerem que estratégias de manejo baseadas apenas em densificar *Euterpe* tendem a erodir a integridade florística e os serviços ecossistêmicos, servindo como alerta para iniciativas análogas envolvendo *E. precatoria* em terra firme e baixios.

A fragmentação e a conversão florestal também afetam o tamanho populacional efetivo e a conectividade entre populações de *E. precatoria*. Análises com marcadores microsatélites em 19 populações extrativistas da Amazônia brasileira indicam diversidade genética moderada e estruturação espacial detectável entre conjuntos populacionais, com parte da variação associada à distância geográfica e ao histórico de uso (Ramos et al., 2021). Estudos complementares em populações naturais de *E. precatoria* em outros contextos amazônicos reforçam a presença de alelos raros e exclusivos, sugerindo que diferentes conjuntos populacionais contribuem de forma singular para a diversidade total da espécie (Santos-Cochev-da-Cruz et al., 2022). Esses padrões indicam que estratégias de conservação e manejo devem manter um número elevado de árvores reprodutivas por área, preservar corredores de conectividade e incorporar múltiplas populações-fonte em programas de coleta de sementes para restauração ou plantios comerciais (Ramos et al., 2021).

Mudanças climáticas projetadas para a Amazônia — incluindo aumento de temperatura média, maior frequência de secas extremas e alterações na sazonalidade e intensidade das chuvas — tendem a afetar fenologia, produtividade e a distribuição potencial de espécies florestais (Marengo; Espinoza, 2018; Marengo et al., 2024). No caso de *E. precatoria*, revisões indicam que a espécie apresenta certa tolerância a déficits hídricos sazonais e a ambientes de terra firme relativamente secos, mas que mudanças rápidas no regime de secas e enchentes podem alterar janelas de floração, frutificação e regeneração (Avalos; Fernández-Otárola; Engeln, 2013; Rocha et al., 2004). Incorporar cenários climáticos em planos de manejo e em

ações de restauração é, portanto, condição necessária para reduzir riscos de descompasso entre oferta de serviços ecossistêmicos e demandas socioeconômicas regionais.

Diante desse quadro, recomenda-se combinar estratégias de conservação *in situ* e *ex situ*. No âmbito *in situ*, diretrizes inspiradas tanto em estudos de manejo comunitário de *E. precatoria* quanto em abordagens de restauração florestal sugerem: (i) proteção de áreas com alta diversidade genética e elevada densidade de indivíduos reprodutivos; (ii) elaboração de planos de manejo que definam cotas de colheita compatíveis com a capacidade de reposição da espécie; (iii) rotação de áreas de coleta; (iv) inventário e monitoramento de longo prazo da estrutura etária e da regeneração; e (v) enriquecimento com mudas de procedência conhecida em áreas degradadas ou subexploradas (Rocha; Viana, 2004; Aranguren et al., 2014; Chazdon; Guariguata, 2016; Ramos et al., 2021; Rocha, 2004). Experiências em sistemas comunitários com *E. precatoria* na Amazônia colombiana e com *E. oleracea* no estuário do Amazonas ilustram que modelos de manejo que combinam regras claras de acesso, apoio técnico e mecanismos de repartição de benefícios tendem a promover maior sustentabilidade ecológica e social (Aranguren et al., 2014; Barbosa; Ferraz, 2007; Freitas et al., 2021; Rocha et al., 2025).

No âmbito *ex situ*, bancos de sementes, coleções vivas e programas de melhoramento participativo são componentes fundamentais para salvaguardar a diversidade genética de *E. precatoria* e apoiar futuras reintroduções e plantios comerciais. Diretrizes internacionais para recursos genéticos florestais enfatizam que estratégias de conservação devem articular caracterização, conservação e uso sustentável, integrando informações ecológicas, genéticas e socioeconômicas (FAO, 2014). Resultados de estudos genéticos com *E. precatoria* fornecem subsídios para definir o número de populações e de indivíduos por população a serem representados em coleções, bem como para orientar o desenho de estratégias de coleta de sementes que minimizem a perda de variabilidade genética (Ramos et al., 2021; Santos-Cochev-da-Cruz et al., 2022).

Finalmente, a sustentabilidade da cadeia do açaí-do-amazonas depende de políticas públicas e arranjos de mercado que valorizem boas práticas de manejo e conservação. Elementos-chave incluem regularização fundiária, assistência técnica continuada, acesso a crédito, programas de certificação e rastreabilidade adaptados a contextos comunitários, oferta de sementes e mudas de procedência conhecida, além de infraestrutura logística compatível com a sazonalidade da produção (Lopes et al., 2019; Cartaxo et al., 2020; Rocha et al., 2025; Carvalho; Alves; Carneiro, 2021). Estudos socioecológicos no Acre mostram que cadeias mais robustas tendem a surgir quando organizações comunitárias, órgãos de extensão e compradores estabelecem regras claras de qualidade, preços e volume de entrega, inserindo *E. precatoria* em

estratégias territoriais de desenvolvimento sustentável (Lopes et al., 2019; Rocha; Viana, 2004; Rocha et al., 2025).

1.2 FUNDAMENTOS MORFOFISIOLÓGICOS DO SOMBREAMENTO EM PLANTAS

A plasticidade fenotípica é uma estratégia central de adaptação das plantas a ambientes heterogêneos. No caso da luz, os organismos vegetais evoluíram mecanismos refinados de percepção e resposta ao sombreamento, que disparam ajustes morfológicos e fisiológicos para otimizar a captura de fótons e o desempenho em baixa irradiância, especialmente em espécies com síndrome de evitação de sombra (shade-avoidance syndrome, SAS) (Fernández-Milmanda; Ballaré, 2021; Wang et al., 2020). Em ecossistemas florestais, sobretudo nos trópicos, o sombreamento é um fator-chave que limita o crescimento e estrutura a dinâmica das comunidades, acionando programas regulatórios clássicos da SAS, caracterizados por alongamento, redistribuição de biomassa e alterações de arquitetura sob competição luminosa (Casal, 2012; Poorter et al., 2019). Essas respostas coordenam mudanças na arquitetura, eficiência fotossintética, alocação de biomassa e padrões de crescimento, integradas por redes de fotossensores — fitocromos, criptocromos, fototropinas e outros receptores — que percebem tanto a quantidade de radiação fotossinteticamente ativa quanto a qualidade espectral da luz incidente (Wang et al., 2020; Liu; Jafari; Wang, 2021; Fernández-Milmanda; Ballaré, 2021).

1.2.1 Percepção luminosa e mecanismos de sinalização

O “alerta precoce” de sombreamento ocorre quando a razão vermelho:vermelho-distante (V:VD) diminui — condição típica sob dossel, pois folhas vizinhas absorvem radiação vermelha e transmitem/refletem proporção maior de vermelho-distante. Fitocromos, em particular phyB, detectam essas mudanças espectrais e iniciam programas de evasão de sombra em espécies sensíveis, enquanto phyA tem papel central em estágios de sombra profunda, modulando a resposta quando a V:VD é muito baixa e a PAR também se torna limitante (Martínez-García et al., 2014; Wang et al., 2020). Estudos recentes mostram que phyA e phyB funcionam de maneira parcialmente antagonica: a desativação de phyB sob baixa V:VD promove respostas de SAS, ao passo que a forte ativação de phyA em condição de sombra profunda tende a atenuar o estiolamento excessivo, ajustando o crescimento às restrições impostas pelo dossel (Martínez-García et al., 2014; Song et al., 2020; Fraser et al., 2021).

Além do canal vermelho/vermelho-distante, reduções na fração de luz azul sob dossel são percebidas principalmente por criptocromos e fototropinas, que contribuem para ajustes finos de orientação foliar e caulinar (fototropismo, hiponastia) e para a otimização da captura

de luz difusa. Experimentos com baixa luz azul mostram que a diminuição desse componente espectral alivia a inibição exercida por criptocromo 1 sobre fatores PIF, promovendo alongamento de hipocótilo e respostas típicas de SAS (Boccaccini et al., 2020; Ponnu; Hoecker, 2022). Revisões recentes destacam que esses fotossensores compartilham componentes centrais de sinalização — como o complexo COP1/SPA e fatores de transcrição PIFs — reforçando a integração entre diferentes canais espectrais no controle do crescimento em ambientes sombreados (Pierik; de Wit, 2021; Liu; Jafari; Wang, 2021).

A transdução do sinal de sombra envolve intenso crosstalk entre fitocromos, criptocromos e fototropinas, que convergem em fatores de transcrição do grupo PIF (phytochrome-interacting factors). Sob baixa V:VD, PIF4, PIF5 e PIF7 acumulam-se e/ou são ativados, promovendo a expressão de genes pró-crescimento e a biossíntese/redistribuição de auxinas e giberelinas, ao mesmo tempo em que interagem com repressores do crescimento, como proteínas DELLA (Wang et al., 2020; Liu; Jafari; Wang, 2021). Estudos recentes mostram que esses módulos também regulam alvos como o fator de resposta a auxina ARF18 e o peptídeo regulador QQS (QUA-QUINE STARCH), conectando a sinalização de sombra ao estado de carbono e à alocação de recursos entre órgãos e fases de desenvolvimento (Jia et al., 2020). Em síntese, os PIFs atuam como núcleo integrador entre fotossensores, hormônios e metabolismo, coordenando respostas de alongamento, remodelagem da copa e ajustes na partição de carbono característicos da SAS (Fernández-Milmanda; Ballaré, 2021; Liu; Jafari; Wang, 2021).

Em condições de sombra intensa (dossel fechado), phyA pode contrabalançar a evitação de sombra típica de phyB, elevando a expressão de componentes do relógio circadiano (como TOC1, PRR7, ELF3/ELF4) e atenuando o alongamento exagerado, o que evita custos excessivos de estiolamento em ambientes onde a competição por luz dificilmente será vencida (Fraser et al., 2021; Song et al., 2020). Esse balanço fino entre phyA, phyB, PIFs e redes hormonais é considerado hoje um dos principais determinantes da variação intra- e interespecífica em estratégias de tolerância versus evitação de sombra em plantas lenhosas e herbáceas (Casal, 2012; Wang et al., 2020; Fernández-Milmanda; Ballaré, 2021).

1.2.2 Respostas morfológicas ao sombreamento

O conjunto de respostas morfológicas ao sombreamento — a síndrome de evitação de sombra (SAS) — tem por objetivo maximizar a captura de luz sob competição. Manifestações típicas incluem alongamento de caule e pecíolos, redução do perfilhamento/ramificação, aumento da área foliar específica (AFE), diminuição da espessura foliar e ajustes de orientação

foliar (por exemplo, hiponastia) (Roig-Villanova; Martínez-García, 2016; Casal, 2012). Essas respostas emergem da integração entre sinais de qualidade/quantidade de luz e vias hormonais (auxinas, giberelinas, brassinosteroides, citocininas e etileno), que modulam simultaneamente crescimento axial, dominância apical e alocação de biomassa (Franklin, 2008; Fernández-Milmanda; Ballaré, 2021; Wang et al., 2020).

O estiolamento (alongamento acentuado de internódios e pecíolos) é uma assinatura marcante da SAS. Sob baixa V:VD, PIF4, PIF5 e PIF7 ativam conjuntos de genes pró-crescimento associados à expansão e divisão celular, enquanto reguladores negativos, como proteínas DELLA, são reprimidos ou degradados (Franklin, 2008; Kebrom; Brutnell, 2007). Em sombra moderada, esse módulo promove alongamento competitivo; em “sombra forte”, *phyA* atua como freio, restringindo o estiolamento por meio da repressão de vias hormonais pró-alongamento (incluindo brassinosteroides) e da modulação de componentes do relógio circadiano, ajustando a sensibilidade à sombra ao longo do dia (Song et al., 2020; Lei et al., 2024). Metanálises mostram incrementos substanciais no comprimento de eixos (hipocótilo, internódios, pecíolos) sob baixa irradiância e baixa V:VD, com magnitude dependente do grupo funcional e do hábito de vida das espécies (Poorter et al., 2019).

Paralelamente, a redução do perfilhamento/ramificação lateral direciona recursos ao crescimento apical. Essa dominância apical reforçada é mediada por aumento na biossíntese e transporte de auxina a partir do ápice e por alterações no equilíbrio auxina/citocinina em gemas laterais, conectando a percepção de vizinhança (baixa V:VD) à supressão de brotação e à arquitetura do dossel individual (Shimizu-Sato; Tanaka; Mor, 2009; Roman et al., 2016; Lei et al., 2022).

As folhas sob sombra exibem traços que maximizam a interceptação luminosa: maior AFE (folhas mais finas e com maior área por unidade de massa), frequentemente com menor diferenciação entre parênquima paliçádico e lacunoso, e ajustes no ângulo foliar (mais horizontais ou hiponásticos) para ampliar a captação de radiação difusa (Poorter et al., 2019). O sombreamento tende a aumentar o teor de clorofila por unidade de massa e a induzir a expressão de genes da via de biossíntese de pigmentos, incluindo isoformas de protochlorophyllide oxidoreductase (POR), favorecendo a absorção de luz em condições de baixa irradiância, como demonstrado em folhas sombreadas de espécies arbóreas e em culturas perenes como o chá (Chen et al., 2021).

Quanto à superfície foliar, é comum observar menor densidade estomática em folhas sombreadas, frequentemente acompanhada de maior área de cada estômato, o que reflete menor demanda evaporativa e diferentes compromissos entre difusão de CO₂ e perda de água. Em

Coffea arabica e *C. canephora*, trabalhos anatômicos mostram que folhas a pleno sol apresentam densidade estomática superior às de folhas sombreadas, com repercussões sobre condutância estomática e limitações difusivas da fotossíntese (Pompelli et al., 2010; Martins et al., 2014; Silva et al., 2025). Ainda assim, o padrão exato é espécie-dependente e pode ser modulado por outros fatores ambientais, como temperatura e disponibilidade hídrica.

No sistema radicular, a limitação de luz desloca a alocação de carbono para a parte aérea: a relação parte aérea/raiz tende a aumentar em baixa irradiância, pois investimentos adicionais em folhas e caules elevam a captação de luz, enquanto o crescimento relativo das raízes é reduzido. Metanálises que sintetizam centenas de experimentos mostram que a redução da luz, em geral, diminui a fração de biomassa investida em raízes e aumenta a fração destinada a órgãos aéreos, ainda que a magnitude dessas mudanças varie conforme o estágio ontogenético, o regime nutricional e a intensidade de competição entre plantas (Poorter et al., 2012).

1.2.3 Ajustes fisiológicos e bioquímicos

A maquinaria fotossintética passa por reorganização multiescalar sob sombreamento — de alterações na expressão gênica e na composição de pigmentos a mudanças ultraestruturais dos tilacóides — para maximizar a eficiência de captura e de uso da luz disponível (Chen et al., 2021; Anderson et al., 2012). Em geral, folhas sombreadas exibem maior teor total de clorofilas e redução na relação clorofila a/b, refletindo a expansão do aparato antena e a otimização da absorção em baixa irradiância (Lichtenthaler et al., 2013; Chen et al., 2021). Essa redistribuição de pigmentos amplia o espectro útil de absorção — incluindo faixas verde-azul que penetram mais profundamente no dossel — e contribui para manter taxas positivas de fotossíntese nas camadas inferiores da vegetação (Lichtenthaler et al., 2013).

No nível dos complexos de antena e dos tilacóides, o sombreamento tende a expandir LHCII e a aumentar o grau de empilhamento (grana), o que melhora a transferência de energia até o fotossistema II em condições de baixa luz (Anderson et al., 2012; Lichtenthaler et al., 2013). Como consequência funcional, folhas sombreadas apresentam menor ponto de compensação luminosa e maior eficiência quântica aparente em baixa irradiância, mantendo assimilação líquida de carbono em intensidades de luz nas quais folhas de sol seriam pouco eficientes (Lichtenthaler et al., 2013; Poorter et al., 2019). Em paralelo, ajustes no balanço de excitação entre PSI/PSII, em fluxos cíclicos de elétrons e em mecanismos de dissipação não-fotoquímica (NPQ) estabilizam o rendimento fotoquímico e reduzem o risco de fotoinibição quando o regime luminoso é limitante ou altamente variável (Peguero-Pina et al., 2017; Landi et al., 2021; Wang et al., 2020).

Na bioquímica da fotossíntese, há recalibração enzimática. Em baixa luz, é comum observar menor conteúdo/atividade aparente de RuBisCO por unidade de área foliar e reduções em parâmetros como V_{max} e J_{max} , enquanto a eficiência do uso da luz a baixas irradiâncias aumenta, em linha com metanálises de respostas plásticas ao gradiente de irradiância (Poorter et al., 2019). A condutância estomática geralmente diminui, em coerência com a menor demanda evaporativa e com a realocação de recursos para estruturas de captura de luz, embora o padrão quantitativo dependa de espécie, nutrição e história de sombra (Poorter et al., 2019; Chen et al., 2021). No balanço de carbono, o metabolismo respiratório no escuro tende a ser reduzido, economizando fotoassimilados em condições de energia limitante (Chen et al., 2021).

Esses ajustes são orquestrados por redes hormonais integradas ao sistema de fotorreceptores. Auxinas exercem papel central no alongamento caular e na dominância apical, enquanto giberelinas atuam de forma sinérgica na expansão celular; citocininas modulam perfilhamento e senescência; e o ácido abscísico participa do controle da abertura estomática e da transpiração (Yang et al., 2017; Fernández-Milmanda; Ballaré, 2021; Wang et al., 2020). Os fotorreceptores (fitocromos, criptocromos e fototropinas) convergem para reguladores como os fatores de transcrição da família PIF, conectando a percepção de baixa razão vermelho:vermelho-distante (V:VD) e de baixa irradiância à reprogramação gênica que sustenta a síndrome de evitação de sombra e os ajustes fisiológicos subsequentes (Wang et al., 2020; Liu; Jafari; Wang, 2021; Xie et al., 2022).

1.2.4 Particularidades das palmeiras em condições de sombreamento

As palmeiras exibem atributos morfofisiológicos singulares que modulam sua resposta ao sombreamento. Como monocotiledôneas arborescentes, apresentam crescimento primário, feixes vasculares dispersos no estipe e ausência de crescimento secundário verdadeiro; somado ao meristema apical único, esse arranjo restringe a ramificação lateral e impõe limites às vias de ajuste estrutural frente a variações de luz (Tomlinson, 1990). Em *Euterpe precatoria*, por exemplo, a alometria do estipe e a formação de raízes escora refletem a necessidade de equilibrar ganhos em altura com estabilidade mecânica, em um corpo sem câmbio vascular (Avalos; Fernández-Otárola, 2010).

A lâmina foliar composta (palmada ou pinada) permite otimizações finas de interceptação luminosa por meio de ajustes na exibição das folhas — ângulos de pecíolo e ráquis, distribuição de folíolos e orientação do dossel — que aumentam a eficiência de captura de luz difusa típica de sub-bosques (Chazdon, 1985; Chazdon, 1986). Em palmeiras de sub-bosque, modelos geométricos e medições de campo mostram que pequenas alterações no

ângulo foliar e na disposição dos folíolos elevam a eficiência de interceptação sem aumentos proporcionais de biomassa foliar, reforçando o papel da arquitetura foliar na economia de carbono em baixa luz (Chazdon, 1985; Gatti; Campanello; Goldstein, 2011).

A ausência de câmbio limita a plasticidade hidráulica e a possibilidade de ampliar a capacidade condutora com o aumento do porte; por isso, a eficiência inicial do sistema vascular e o acoplamento entre suporte e condução são críticos (Tomlinson, 1990). Estudos anatômicos em Arecaceae indicam ampla diversidade de arranjos de epiderme, hipoderme e veias transversais na lâmina foliar, sugerindo múltiplas soluções biomecânicas e ecofisiológicas para sustentar folhas grandes sob diferentes regimes de luz e vento (Horn et al., 2009). Em *E. precatoria*, a combinação entre estipe esguio, coroa relativamente estreita e raízes escora ilustra uma estratégia de comprometimento entre alcance em altura e estabilidade estrutural (Avalos; Fernández-Otárola, 2010).

Em condições sombreadas, várias palmeiras ajustam a demografia foliar adotando uma estratégia mais conservativa: taxa de emissão de folhas mais lenta, folhas maiores (ou com maior área foliar específica) e maior longevidade foliar, prolongando o retorno do investimento em tecidos fotossintéticos (Gatti; Campanello; Goldstein, 2011; Chazdon, 1986). Em *Euterpe edulis*, a longevidade das folhas aumenta à medida que a irradiância decresce, ao passo que a taxa de produção de folhas diminui — padrões compatíveis com maior eficiência de captação de luz por unidade de biomassa sob sombra (Gatti; Campanello; Goldstein, 2011). Esses ajustes se articulam com a economia de carbono em baixo fluxo luminoso, na qual palmeiras de sub-bosque maximizam o ganho diário aproveitando luz difusa e “*sunflecks*” com custos estruturais contidos (Chazdon, 1986).

No caso específico de *E. precatoria*, estudos de campo documentam respostas quantitativas robustas ao gradiente de luz. Em sistema agroflorestal na Costa Rica, indivíduos a pleno sol aproximadamente duplicaram a altura em relação aos sob sombra (altura média após cerca de 3,25 anos: ~2,8 m vs. ~1,2 m), com taxa anual de incremento em altura de cerca de 0,9 m ano⁻¹ sob sol e 0,3 m ano⁻¹ sob sombra; o ambiente luminoso diferiu principalmente no índice de área foliar do dossel (Avalos, 2016). Esses resultados confirmam que, embora juvenis tolerem sombreamento parcial, o desempenho em crescimento melhora com maior disponibilidade de luz — desde que respeitadas as limitações estruturais típicas do grupo (Avalos, 2016; Avalos; Fernández-Otárola, 2010).

Por fim, a diversidade anatômica da lâmina foliar na família Arecaceae — incluindo variações em epiderme/hipoderme, proporção de fibras e arquitetura das veias transversais — aponta para diferentes combinações de resistência mecânica, eficiência hidráulica e custo de

construção, o que contribui para a eficiência em ambientes de baixa luz e para a ocupação de nichos contrastantes por diferentes gêneros e espécies (Horn et al., 2009).

1.2.5 Respostas das plantas ao pós-sombra e abertura de clareiras

A dinâmica de clareiras é um processo estruturante dos ecossistemas tropicais, criando janelas de alta irradiância que reconfiguram a competição e o recrutamento de plântulas e juvenis (Fernández-Otárola; Avalos, 2014; Chazdon; Guariguata, 2016). Quando a cobertura se rompe, ocorre a chamada liberação pós-sombra (*gap release*), isto é, o conjunto de respostas desencadeadas por plantas previamente sob sombreamento ao experimentar aumento de luz.

No nível fotoquímico e anatômico, a transição sombra → luz induz reaclimação do aparato fotossintético. Frequentemente há substituição progressiva de folhas “de sombra” por folhas “de sol”: espessura foliar maior, relação clorofila a/b mais alta, antenas coletoras relativamente menores e ajustes na arquitetura tilacoidal (grau de granalização e balanço PSI/PSII) que estabilizam a transferência de energia sob irradiância elevada (Anderson et al., 2012; Lichtenthaler et al., 2013; Peguero-Pina et al., 2017; Poorter et al., 2019). Em paralelo, mecanismos de fotoproteção — como aumento da dissipação não-fotoquímica (NPQ) e ajustes finos na capacidade antioxidante — e alterações na regulação estomática são modulados para evitar fotoinibição e otimizar a assimilação sob o novo regime de luz (Kono; Terashima, 2014; Murchie; Ruban, 2020). Em espécies mais pioneiras ou heliófilas, tais ajustes tendem a ser mais rápidos e amplos do que em espécies francamente tolerantes à sombra, tanto para parâmetros bioquímicos (V_{cmax} , J_{max}) quanto para traços estruturais de folhas novas formadas após a abertura (Poorter, 1999; Poorter et al., 2019).

A alocação de carbono também muda após a abertura: incrementos em altura e diâmetro são acelerados por vias hormonais (auxinas, giberelinas, citocininas e ABA) e por redes reguladas por fotorreceptores e fatores de transcrição do tipo PIF, que conectam a nova razão vermelho:vermelho-distante à expansão celular e à reprogramação gênica (Song et al., 2020; Fernández-Milmanda; Ballaré, 2021). Em termos de arquitetura, observa-se expansão da copa e reorientação foliar para maximizar a captação de radiação direta e difusa; em palmeiras de sub-bosque, ajustes na exibição de folhas e folíolos elevam a interceptação sem custos estruturais desproporcionais (Gatti; Campanello; Goldstein, 2011).

As respostas ao *gap release* ocorrem em múltiplas escalas temporais. No imediato (dias a semanas), predominam ajustes de ângulo foliar, abertura estomática e ativação de rotas fotoprotetoras dinâmicas (por exemplo, componentes rápidos de NPQ e modulação de fluxo eletrônico cíclico), que amortecem picos de alta luz associados à abertura da clareira (Kono;

Terashima, 2014; Wang et al., 2020). Em prazos de semanas a meses, consolida-se a reorganização do aparato fotossintético e a emissão de folhas com traços mais próximos de “sol”, incluindo maior espessura, alterações no arranjo de tilacóides e ajustes em parâmetros de resposta à luz (Lichtenthaler et al., 2013; Peguero-Pina et al., 2017). Em horizontes de anos, pulsos de luz associados a clareiras sucessivas promovem mudanças sucessionais e afetam composição e estrutura de comunidades, com efeitos relevantes para a dinâmica de espécies arbóreas e de palmeiras como *Euterpe precatoria* (Poorter, 1999; Isaza et al., 2017; Chazdon; Guariguata, 2016).

Por fim, a plasticidade associada ao sombreamento e à liberação envolve benefícios e custos. Entre os benefícios, destacam-se maior eficiência na captura de luz e manutenção de taxas positivas de fotossíntese em baixa irradiância, bem como a capacidade de acelerar o crescimento quando surgem oportunidades de alta luz. Os custos incluem investimento em percepção/transdução de sinal, na reconstrução de tecidos e organelas e em mecanismos de defesa, o que depende do estado nutricional e da história de luz da planta (Fernández-Milmanda; Ballaré, 2021). Em geral, espécies pioneiras expressam respostas de evitação mais fortes e crescimento rápido após abertura de clareiras, enquanto espécies tolerantes à sombra enfatizam eficiência em baixa luz (baixo ponto de compensação, alto teor de clorofila e maior longevidade foliar), com menor amplitude de ajuste quando liberadas (Poorter, 1999; Chazdon; Guariguata, 2016).

1.3 PRODUÇÃO DE MUDAS E SOMBREAMENTO EM PALMEIRAS DO GÊNERO *Euterpe*

A produção de mudas de palmeiras do gênero *Euterpe* tem recebido crescente atenção científica, em razão da relevância econômica das cadeias do açaí e do palmito e do papel das espécies em florestas amazônicas e atlânticas (Bacon et al., 2018; Gatti; Campanello; Goldstein, 2011; Teixeira et al., 2025). Em viveiro, o manejo do sombreamento é determinante para o desempenho das mudas, uma vez que níveis intermediários de sombra reduzem fotoinibição, favorecem o crescimento e aumentam índices de qualidade como o DQI em comparação a pleno sol ou sombra excessiva (Conforto; Contin, 2009; Araújo et al., 2019; Almeida et al., 2018).

O gênero *Euterpe* inclui espécies de alto valor comercial — *Euterpe oleracea* Mart. (açaizeiro), *Euterpe edulis* Mart. (palmito/juçara) e *Euterpe precatoria* Mart. (açaí-solteiro) —, com particularidades ecofisiológicas que exigem condições ambientais específicas na fase inicial de desenvolvimento. Estudos de campo e de viveiro mostram que essas espécies combinam tolerância ao sombreamento em estádios iniciais com maior demanda por luz à

medida que aumentam de porte, o que torna o manejo preciso do sombreamento uma prática-chave para maximizar sobrevivência e vigor das mudas (Avalos; Fernández-Otárola, 2010; Gatti; Campanello; Goldstein, 2011; Avalos, 2016; Araújo et al., 2019; Almeida et al., 2018).

1.3.1 Características ecofisiológicas e necessidades de sombreamento

As espécies de *Euterpe* são típicas de sub-bosques de florestas tropicais úmidas e desenvolvem estratégias adaptativas para baixa luminosidade (Gatti; Campanello; Goldstein, 2011). Em seu ambiente natural, plântulas e juvenis de *E. precatoria* e de outras palmeiras de sub-bosque crescem sob irradiâncias muito reduzidas (tipicamente abaixo de ~10–15% da luz a céu aberto), expressando traços clássicos de tolerância à sombra, como elevada eficiência quântica em baixa irradiância e balanço carbono-positivo mesmo sob fluxo luminoso modesto (Avalos; Fernández-Otárola, 2010; Gatti; Campanello; Goldstein, 2011).

Esses traços incluem maior área foliar específica, teores elevados de clorofila (com incremento relativo de clorofila *b*), mesófilo mais delgado e maior capacidade de aproveitar radiação difusa, em comparação a folhas de sol (Gatti; Campanello; Goldstein, 2011). Em contrapartida, a exposição direta ao sol em viveiro costuma induzir fotoinibição, com clorose, necrose marginal, queda da taxa fotossintética e redução da biomassa, sobretudo quando combinada a deficiência hídrica ou nutricional (Araújo et al., 2019).

A tolerância ao sombreamento, entretanto, difere entre as espécies do gênero. *Euterpe edulis*, da Mata Atlântica, é fortemente esciófila: cresce naturalmente sob dosséis densos e apresenta melhor desempenho em condições de sombreamento relativamente alto em viveiro, com maior longevidade foliar e ajustes morfofisiológicos típicos de espécies de sub-bosque (Gatti; Campanello; Goldstein, 2011). Já *E. oleracea*, típica de várzeas amazônicas, e *E. precatoria*, mais comum em terra firme, combinam tolerância ao sombreamento em estádios iniciais com maior resposta em crescimento à medida que aumenta a disponibilidade de luz. Ensaio em sistemas agroflorestais na Costa Rica mostram, por exemplo, que indivíduos juvenis de *E. precatoria* crescem mais rapidamente em ambientes mais iluminados, embora suportem bem o sombreamento parcial (Avalos; Fernández-Otárola, 2010; Avalos, 2016). Resultados de viveiro com *E. oleracea* reforçam esse padrão, com melhor desempenho sob sombreamento intermediário (~30–50% de interceptação da radiação) em relação a pleno sol ou a sombra muito intensa (Conforto; Contin, 2009; Dapont; Silva; Alves, 2016; Araújo et al., 2019).

1.3.2 Níveis ótimos de sombreamento para produção de mudas

Experimentos de viveiro com *Euterpe oleracea* indicam que faixas intermediárias de sombreamento — em torno de 30–50% de interceptação da radiação — tendem a produzir mudas de melhor qualidade. Em estudo fatorial com quatro níveis de sombreamento (20, 30, 50 e 75%) e doses de adubo de liberação lenta, Araújo et al. (2019) observaram que 30 e 50% de sombra, combinados a doses em torno de 7–9 kg m⁻³ de fertilizante, maximizaram a massa seca total e o índice de qualidade de Dickson, enquanto 75% de sombreamento reduziu o número de folhas, a biomassa e o DQI. Resultados semelhantes foram encontrados em ensaios de gradação de sombreamento para o açazeiro, nos quais níveis muito altos de sombra deprimiram o crescimento em altura e diâmetro em comparação a níveis intermediários (Dapont; Silva; Alves, 2016; Conforto; Contin, 2009).

De forma geral, esses estudos convergem para a ideia de que, em *E. oleracea*, o sombreamento moderado equilibra proteção contra fotoinibição e oferta de luz suficiente para crescimento vigoroso: a pleno sol, intensificam-se sintomas de estresse luminoso e térmico; sob 75% ou mais de sombra, o ganho em massa seca e a robustez estrutural tendem a diminuir (Araújo et al., 2019; Conforto; Contin, 2009).

Para *E. edulis*, espécie mais esciófila da Mata Atlântica, sombreamentos relativamente altos (em torno de 50–70%) costumam favorecer o desempenho de plântulas e mudas. Gatti, Campanello e Goldstein (2011) mostraram que indivíduos de *E. edulis* apresentam maior longevidade foliar, maior área foliar específica e balanço de carbono positivo sob irradiâncias tipicamente encontradas em sub-bosques densos, enquanto a exposição a ambientes muito mais iluminados tende a reduzir a eficiência de uso da luz. Ensaios de viveiro que combinaram níveis de sombreamento (por exemplo, 0, 50 e 70%) e diferentes substratos sugerem que o intervalo intermediário de luz (cerca de metade a um terço da radiação a céu aberto) é mais adequado para crescimento e qualidade de mudas de *E. edulis* (Guimarães et al., 2018).

Do ponto de vista prático, o uso de telados pretos de 40–50% tem sido amplamente adotado na produção de mudas de açazeiro em viveiros comerciais e experimentais, com resultados consistentes de crescimento e qualidade em *E. oleracea* (Conforto; Contin, 2009; Dapont; Silva; Alves, 2016; Araújo et al., 2019). Esse nível de sombra tende a proteger contra a radiação direta em horários críticos, sem limitar excessivamente a assimilação de carbono, e é compatível com recomendações técnicas para viveiros de palmeiras na Amazônia.

1.3.3 Sistemas de sombreamento e tecnologias de viveiro

Em viveiros comerciais, o sombreamento é obtido predominantemente com telados de polipropileno em diferentes percentuais (tipicamente 30–50% para *E. oleracea*), o que garante

ambiente luminoso relativamente estável e manejo simples (Conforto; Contin, 2009; Araújo et al., 2019). Estruturas com pé-direito em torno de 3 m favorecem a ventilação e reduzem o aquecimento no interior do viveiro, analogamente ao observado em casas de sombra padronizadas avaliadas em estudos microclimáticos com telados para produção de ornamentais e hortaliças (Arthurs; Stamps; Giglia, 2013).

Além dos telados pretos convencionais, telas foto-seletivas (por exemplo, vermelhas, azuis ou “pérola”) modulam a qualidade espectral (faixas de UV, luz visível e razão vermelho:vermelho-distante) e a fração de luz difusa. Experimentos com culturas hortícolas e ornamentais mostram que essas telas podem alterar arquitetura de plantas, espessura foliar, teor de pigmentos e produtividade, ao mesmo tempo em que fornecem proteção física e térmica (Arthurs; Stamps; Giglia, 2013). Embora ainda haja poucos ensaios específicos com palmeiras do gênero *Euterpe*, o princípio ecofisiológico — manipular espectro e fração de luz difusa para modular respostas de evitação de sombra — é promissor para o ajuste fino do ambiente de viveiro.

Como alternativa ou complemento ao sombreamento artificial, o sombreamento natural com espécies de rápido crescimento em arranjos agroflorestais pode criar microclimas próximos ao sub-bosque, favorecendo o estabelecimento de *Euterpe* em sistemas produtivos mais complexos. Essa estratégia aumenta a complexidade estrutural e o aporte de matéria orgânica, mas oferece menor controle direto sobre o nível de sombra e exige maior tempo de estabelecimento das espécies sombreadoras (Callo-Concha et al., 2018).

Em fases iniciais, é comum conduzir a produção em pré-viveiro/viveiro sob cobertura em torno de 50%, com irrigação regular, e, posteriormente, realizar aclimação progressiva antes do “endurecimento” (redução gradativa da sombra) e do transplantio para o campo. Protocolos de produção de mudas de *E. oleracea* adotam rotineiramente esse tipo de sequência (sombras intermediárias em pré-viveiro, seguidas de aumento gradual da irradiância), em linha com recomendações clássicas de viveiros florestais que enfatizam o *hardening-off* antes do plantio (Conforto; Contin, 2009; Duryea; Landis, 1984; Araújo et al., 2019).

1.3.4 Critérios de qualidade e avaliação de mudas

A avaliação da qualidade de mudas de *Euterpe* produzidas sob sombreamento baseia-se em parâmetros morfológicos e fisiológicos que refletem o potencial de sobrevivência e crescimento pós-transplantio (Araújo et al., 2019; Dapont; Silva; Alves, 2016). Em linha com a literatura de viveiros florestais, mudas de qualidade superior resultam da interação adequada entre genótipo, ambiente de cultivo e manejo (luz, água e nutrientes), que modulam altura,

diâmetro do coleto, número de folhas, biomassa e a relação parte aérea/raiz (Conforto; Contin, 2009; Carneiro, 1995; Paiva; Gomes, 1995).

Para *E. oleracea*, valores de referência de altura em torno de 35–55 cm, diâmetro do coleto entre aproximadamente 8–15 mm, 5–8 folhas completamente expandidas e sistema radicular denso, sem enovelamento, são frequentemente associados a melhores indicadores de qualidade (Araújo et al., 2019; Dapont; Silva; Alves, 2016). A relação altura/diâmetro do coleto (H/D) na faixa de ~4:1 a 6:1 tende a indicar bom equilíbrio morfofuncional; valores muito altos sugerem estiolamento devido a sombreamento excessivo, enquanto valores muito baixos podem indicar crescimento limitado ou excesso de restrição radicular (Conforto; Contin, 2009; Gomes et al., 2002; Avelino et al., 2021).

O índice de qualidade de Dickson (DQI) é amplamente utilizado como indicador sintético da robustez da muda, integrando massa seca e proporções entre parte aérea e raiz; em ensaios com *E. oleracea*, ambientes com 30–50% de sombreamento associados à adubação de liberação controlada tendem a maximizar DQI e biomassa total (Araújo et al., 2019). Na literatura clássica de viveiros florestais, valores mais altos de DQI refletem melhor equilíbrio morfológico e maior probabilidade de bom desempenho no campo (Dickson; Leaf; Hosner, 1960; Carneiro, 1995; Avelino et al., 2021).

A qualidade do sistema radicular é determinante para o pegamento no campo: maior proporção de raízes finas e maior massa seca radicular correlacionam-se com maior capacidade de absorção hídrica e nutricional e melhor desempenho após o plantio. Estudos com mudas de açaizeiro indicam que recipientes com maior volume (por exemplo, sacos plásticos em torno de 2 L) favorecem crescimento radicular e biomassa total em comparação a tubetes pequenos, reduzindo limitações físicas e o risco de espiralamento (Nascimento; Gatti, 2020; Santos; Oliveira, 2021). Esses resultados estão em consonância com trabalhos gerais sobre espécies florestais, que destacam o volume e o formato do recipiente como determinantes da qualidade do sistema radicular e do padrão de crescimento (Carneiro, 1995; Silva et al., 2014; Avelino et al., 2021).

Entre os parâmetros fisiológicos, o teor relativo de clorofila (medido por SPAD) é útil como indicador comparativo entre tratamentos de luz e nutrição: em condições de sombra moderada, leituras SPAD tendem a ser mais altas do que a pleno sol, refletindo maior conteúdo de clorofila por área foliar (Dapont; Silva; Alves, 2016; Chen et al., 2021). A fluorescência da clorofila (F_v/F_m) fornece um critério robusto de qualidade fotossintética: valores próximos de $0,80 \pm 0,02$ são típicos de folhas saudáveis, enquanto reduções consistentes ($<0,75$) sinalizam

estresse; folhas sombreadas, devidamente aclimatadas, costumam manter F_v/F_m elevado, mas exibem menor capacidade de saturação luminosa (Lichtenthaler et al., 2013; Zhao et al., 2020).

Em síntese aplicada ao viveiro, critérios práticos de seleção para mudas de *Euterpe* incluem: (i) altura e diâmetro do coleto dentro dos intervalos-alvo para a idade; (ii) 5–8 folhas íntegras, verde-escuras; (iii) relação parte aérea/raiz equilibrada, sem espiralamento; (iv) DQI elevado para o lote sob as condições locais; e (v) sinais fisiológicos de bom status fotossintético (ausência de sintomas de fotoinibição e valores estáveis de F_v/F_m). Esses critérios alinham-se à evidência de que níveis intermediários de sombreamento (30–50%) combinados à fertilização de liberação controlada melhoram o padrão morfofisiológico de mudas de açaí em relação a condições de luz extrema (Araújo et al., 2019; Dapont; Silva; Alves, 2016).

1.3.5 Aclimação e preparo para transplântio

A aclimação à luz de campo é fase crítica para o sucesso do transplântio de mudas de *Euterpe*. Em viveiro, recomenda-se reduzir gradualmente o sombreamento (por exemplo, de 50% para 30% e, posteriormente, para valores próximos de 20% ou menos) ao longo de 4–6 semanas antes do plantio, monitorando visualmente sintomas de estresse (clorose marginal, necrose de bordas, perda de turgor). Protocolos desenvolvidos para o açaizeiro em condições de terra firme indicam que essa transição gradual, associada ao aumento progressivo da ventilação, reduz choques de luz e favorece a aclimação fotossintética (Conforto; Contin, 2009; Araújo et al., 2019; Carneiro, 1995; Manual de Viveiro e Produção de Mudas, 2008).

Durante a aclimação, o manejo hídrico deve acompanhar o aumento da demanda evapotranspirativa: é recomendável intensificar levemente a frequência de irrigação, sem encharcamento, mantendo o substrato úmido e com boa drenagem. Em paralelo, deve-se manter nutrição equilibrada com base em adubação de liberação controlada, estratégias já testadas com sucesso em mudas de *E. oleracea* sob diferentes níveis de sombreamento (Araújo et al., 2019). A evidência disponível para "bioestimulantes" foliares específicos em *Euterpe* ainda é limitada, de modo que seu uso deve ser criterioso e, idealmente, embasado em ensaios prévios (Avelino et al., 2021; Silva et al., 2014).

O momento do plantio é decisivo: a experiência de viveiros florestais e de sistemas de restauração indica que o início da estação chuvosa oferece melhores condições para o pegamento, sobretudo em solos de textura média a arenosa, pois permite que o sistema radicular explore camadas mais profundas antes do período seco (Manual de Viveiro e Produção de Mudas, 2008; DER-SP, 2007; Callo-Concha et al., 2018). Recomenda-se realizar o transplântio em horários de menor carga térmica (início da manhã ou fim da tarde) e utilizar mudas com

sistema radicular ativo (raízes claras, sem espiralamento), diâmetro do coleto e altura dentro das faixas-alvo, e 5–8 folhas funcionais (Dapont; Silva; Alves, 2016; Santos; Oliveira, 2021).

Como checklist operacional para o viveiro, boas práticas incluem: (i) iniciar a redução de sombra cerca de 4–6 semanas antes do plantio; (ii) ajustar irrigação e ventilação ao novo microclima; (iii) padronizar o lote por classes morfológicas (altura/diâmetro) e sanidade; (iv) utilizar recipientes que preservem o sistema radicular (sacos de maior volume tendem a propiciar raízes menos deformadas do que tubetes pequenos em açazeiro); e (v) programar transporte e abertura de covas de modo a minimizar desidratação e danos mecânicos (Nascimento; Gatti, 2020; Santos; Oliveira, 2021; Carneiro, 1995; Manual de Viveiro e Produção de Mudanças, 2008).

1.4 IMPLICAÇÕES PRÁTICAS DO SOMBREAMENTO EM CONSÓRCIOS

O sombreamento artificial de viveiro pode ser substituído ou complementado, na prática, por arranjos consorciados que proporcionem sombra natural durante a fase juvenil — estratégia particularmente útil para o açazeiro, cujas mudas requerem proteção contra excesso de radiação para bom estabelecimento (Avalos, 2016; Sampaio, 2003; Almeida et al., 2019). Além de reduzir custos com estruturas, o consórcio diversifica a produção desde o início do sistema, articulando objetivos econômicos e ecológicos; por outro lado, exige manejo cuidadoso para evitar efeitos indesejados da intensificação sobre a vegetação acompanhante (Lopes et al., 2019; Freitas et al., 2021).

Na implantação de sistemas agroflorestais (SAFs) com espécies de *Euterpe*, o manejo de luz é um dos eixos decisivos. Na prática, isso demanda planejamento espacial criterioso: escolha de espaçamentos compatíveis com o objetivo (produção de frutos, palmito ou ambos), posicionamento dos componentes arbóreos em relação às culturas agrícolas e, quando pertinente, orientação das fileiras para otimizar a distribuição diária da radiação. Guias técnicos recentes para o cultivo de açazeiro em terra firme e para o manejo do açaí-do-amazonas em sistemas familiares detalham arranjos espaciais e consórcios adaptados às condições amazônicas, integrando informações de produtividade, acesso à colheita e conservação do sub-bosque (Cartaxo et al., 2020; Cartaxo et al., 2020b; Brasil, 2016; Lopes et al., 2019).

A seleção de espécies sombreadoras deve considerar forma e densidade de copa, fenologia (decíduas vs. perenes) e capacidade de modular o microclima. Copas menos densas ou caducifólias tendem a oferecer sombreamento moderado em janelas críticas; copas permanentemente densas protegem contra extremos térmicos, mas podem exigir podas mais frequentes. Evidências ecofisiológicas para palmeiras como *Euterpe precatoria* e *Euterpe*

edulis mostram que mudas e juvenis se beneficiam de sombra moderada, enquanto o excesso de sombreamento reduz crescimento e a falta de proteção aumenta fotoinibição (Gatti; Campanello; Goldstein, 2011; Avalos, 2016; Paulilo, 2000). Assim, a escolha e o desenho do consórcio devem também refletir condições locais e metas do produtor, evitando a intensificação sem salvaguardas que empobreça a diversidade florestal e os serviços ecossistêmicos (Lopes et al., 2019; Freitas et al., 2021).

O manejo temporal do sombreamento é central para a viabilidade econômica do SAF: podas seletivas para ajustar a intensidade e a distribuição de luz, bem como desbastes para modular a densidade do dossel ao longo do tempo, devem ser sincronizados aos ciclos fenológicos das árvores e das culturas agrícolas. Estudos recentes em plantios de *E. precatoria* no sul do Amazonas indicam que ajustes de densidade, adubação e sombreamento são decisivos para elevar a produtividade em sistemas cultivados, ainda marcados por rendimentos modestos e grande heterogeneidade entre propriedades (Castillo et al., 2024; Melo, 2022). Esses resultados convergem com diretrizes de boas práticas que enfatizam manejo gradativo da luz, manutenção da cobertura florestal e diversificação produtiva ao longo do tempo (Freitas et al., 2021; Cartaxo et al., 2020b).

A integração de culturas com diferentes tolerâncias à sombra permite explorar o gradiente luminoso criado pelas árvores: espécies mais tolerantes podem ser alocadas próximas ao tronco (maior sombra) e espécies demandantes de luz em aberturas e bordas. Nos trópicos úmidos, palmeiras juvenis como *Euterpe* spp. beneficiam-se de sombreamento moderado, enquanto o crescimento acelera com luz crescente na transição ao estágio reprodutivo — padrão quantificado para *E. precatoria* em sistema agroflorestal na Costa Rica (Avalos, 2016) e compatível com a ecologia de *E. edulis* em florestas subtropicais (Gatti; Campanello; Goldstein, 2011). Em consórcios práticos na Amazônia ocidental, o sombreamento por bananeira (*Musa* spp.) é frequente: experimentos em Rio Branco (AC) mostram que açaizeiro solteiro consorciado com bananeira mantém crescimento e sobrevivência adequados, enquanto a produção de banana não é prejudicada pelo consórcio, desde que os arranjos espaciais sejam ajustados (Almeida et al., 2019; Almeida, 2014).

Os benefícios microclimáticos do sombreamento em SAFs têm implicações diretas nos custos e no manejo sustentável: redução da evapotranspiração (e, portanto, da demanda de irrigação), amortecimento de extremos térmicos, maior umidade do ar e proteção contra ventos. Essas condições diminuem o estresse das culturas e podem reduzir a necessidade de insumos, sobretudo em solos pobres típicos de terra firme. Avaliações regionais de agroecossistemas de açaí-do-amazonas no estado do Amazonas e estudos sobre redes produtivas na Amazônia sul-

ocidental destacam que sistemas diversificados com palmeiras, frutíferas e cultivos anuais tendem a combinar maior resiliência produtiva com melhor desempenho socioeconômico (Dias et al., 2020; Ayres, 2022; Ferreira et al., 2025; Lopes et al., 2019). Diretrizes nacionais de boas práticas reforçam a viabilidade desses arranjos e sua adoção crescente em áreas de terra firme (Freitas et al., 2021; Embrapa, 2021).

Estudos agronômicos e documentos técnicos apontam que *E. precatoria* pode ser integrada com sucesso em sistemas agroflorestais mistos com fruteiras perenes/semi-perenes, consórcios com cultivos anuais, sistemas de população natural manejada e arranjos de cultivo em espaçamentos de 4×4 m, 5×4 m ou 5×5 m, entre outros. Tais configurações permitem modular o sombreamento nas fases juvenis e facilitar o acesso para colheita, devendo ser adaptadas ao relevo, ao tipo de solo e à disponibilidade de mão de obra (Cartaxo et al., 2020b; Paniagua-Zambrana; Bussmann; Macía, 2017; Avalos, 2016). Em SAFs investigados na Costa Rica, palmeiras de *E. precatoria* a pleno sol apresentaram taxas de incremento em altura superiores às de indivíduos sob sombra de espécies acompanhantes, o que reforça a necessidade de ajustar progressivamente a luz à medida que as plantas se aproximam da fase produtiva (Avalos, 2016).

A produtividade reportada para *E. precatoria* varia amplamente com o ambiente e o manejo. Em populações naturais manejadas na Amazônia colombiana, estudos descrevem baixa a moderada produção anual de frutos por hectare, com grande variação entre sítios em função da densidade de adultos, do histórico de colheita e do grau de intervenção sobre o sub-bosque (Mesa; Galeano, 2014). Em plantios cultivados do sul do Amazonas, análises recentes evidenciam que a produtividade média ainda é inferior ao potencial da espécie, refletindo limitações de adubação, densidade e manejo de copa — mas também indicam que ajustes combinados de nutrição, espaçamento e controle de plantas competidoras podem elevar substancialmente a produção em sistemas familiares (Castillo et al., 2024; Melo, 2022). Em todos os casos, a conversão de métricas por planta (número de cachos e massa por cacho) em toneladas por hectare depende criticamente da densidade efetiva, da idade do plantio e do regime de manejo adotado.

As evidências também reforçam diretrizes de manejo que associam desbaste seletivo do dossel acima de palmeiras jovens e adultas, enriquecimento com mudas selecionadas em áreas produtivas, cotas de colheita compatíveis com a capacidade de recuperação das populações e manutenção da diversidade florestal para garantir serviços ecossistêmicos (Lopes et al., 2019; Mesa; Galeano, 2014; Freitas et al., 2021; Cartaxo et al., 2020b). Em síntese, SAFs sombreados com *E. precatoria* tendem a oferecer vantagens frente à monocultura quando combinam: (i)

seleção estratégica de espécies companheiras e níveis de sombreamento na faixa moderada; (ii) manutenção da diversidade de espécies arbóreas e da conectividade de habitats; (iii) práticas de manejo de base ecológica; e (iv) arranjos de comercialização que valorizem a complementaridade sazonal com *E. oleracea* e a origem sustentável do produto.

REFERÊNCIAS

- ALBERT, J. S.; CARNAVAL, A. C.; FLANTUA, S. G. A. et al. Human impacts outpace natural processes in the Amazon. **Science**, v. 379, n. 6630, eabo5003, 2023.
- ALMEIDA, U. O.; ANDRADE NETO, R. C.; ARAÚJO, J. M. et al. Environment and slow-release fertilizer in the production of *Euterpe precatoria* seedlings. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 48, n. 4, p. 382–389, 2018.
- ALMEIDA, U. O.; ANDRADE NETO, R. C.; CADES, M. et al. Crescimento e rendimento de bananeira consorciada com açaizeiro (*Euterpe precatoria* L.). **South American Journal of Basic Education, Technical and Technological**, v. 6, p. 95–106, 2019.
- ALMEIDA, U. O. de; OLIVEIRA, L. C.; SILVA, S. A. et al. Produção de bananeira cv. D'Angola consorciada com açaizeiro solteiro em diferentes arranjos de plantio. In: **CONGRESSO DE SISTEMAS AGROFLORESTAIS DO ACRE**, 4., 2019, Rio Branco. **Anais...** Rio Branco: Embrapa, 2019. p. 1–4.
- ALMEIDA, U. O. de. Consórcio de bananeira terra, cultivar D'Angola, com açaizeiro (*Euterpe precatoria* Mart.) em diferentes espaçamentos. 2014. Dissertação (Mestrado) – **Universidade Federal do Acre**, Rio Branco, 2014.
- ANDERSON, J. M.; HORTON, P.; KIM, E.-H.; CHOW, W. S. Towards elucidation of dynamic structural changes of plant thylakoid architecture. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 367, n. 1608, p. 3515–3524, 2012.
- ARAÚJO, C. S.; LUNZ, A. M. P.; SANTOS, V. B. et al. Use of agro-industry residues as substrate for the production of *Euterpe precatoria* seedlings. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 50, e58709, 2020.
- ARAÚJO, J. M.; ANDRADE NETO, R. C.; OLIVEIRA, J. R. et al. Shading and slow-release fertilizer effects on the growth characteristics of assai seedlings (*Euterpe oleracea*). **Floresta e Ambiente**, v. 26, n. 3, e20180019, 2019.
- ARTHURS, S. P.; STAMPS, R. H.; GIGLIA, F. Environmental modification inside photosensitive shadehouses. **HortScience**, v. 48, n. 8, p. 975–979, 2013.
- AVELINO, N. R.; GOMES, S. H. M.; SILVA, R. F. L. et al. Alocação de biomassa e indicadores de crescimento para a avaliação da qualidade de mudas de espécies florestais nativas. **Ciência Florestal**, v. 31, n. 4, p. 1629–1644, 2021.
- ÁVALOS, G. Growth of the neotropical palm *Euterpe precatoria* (Arecaceae) under sun and shade conditions in an agroforestry system in Costa Rica. **Brenesia**, v. 85–86, p. 16–23, 2016.
- ÁVALOS, G.; FERNÁNDEZ-OTÁROLA, M. Allometry and stilt root structure of the neotropical palm *Euterpe precatoria* (Arecaceae) across sites and successional stages. **American Journal of Botany**, v. 97, n. 10, p. 1632–1640, 2010.
- ÁVALOS, G.; FERNÁNDEZ-OTÁROLA, M.; ENGELN, J. T. Successional stage, fragmentation and exposure to extraction influence the population structure of *Euterpe precatoria* (Arecaceae). **Revista de Biología Tropical**, v. 61, n. 3, p. 1415–1424, 2013.

BACON, C. D.; SILVESTRO, D.; JARAMILLO, C. et al. Phylogeny, historical biogeography and diversification rates in an economically important group of Neotropical palms: Tribe Euterpeae. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 132, p. 67–79, 2018.

BARBOSA, J. E. C.; FERRAZ, M. G. Açaizeiro no estuário amazônico: manejo comunitário, utilização e comercialização da espécie *Euterpe oleracea* Mart. e a atuação do IBAMA na Floresta Nacional de Caxiuanã, Melgaço/Portel, Pará. In: **SEMINÁRIO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DO MUSEU GOELDI**, 15., 2007, Belém. **Livro de Resumos**. Belém: MPEG, 2007.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Caderno do agente de assistência técnica e extensão rural: açaí**. Brasília, DF: MMA, 2016.

BRONDÍZIO, E. S. **The Amazonian caboclo and the açaí palm: forest farmers in the global market**. New York: New York Botanical Garden Press, 2008.

BRUM, H. D.; SOUZA, A. F. Flood disturbance and shade stress shape the population structure of açaí palm *Euterpe precatoria*, the most abundant Amazon species. **Botany**, v. 98, n. 3, p. 147–160, 2020.

BUTT, E. W.; CONIBEAR, L.; KNOTE, C. et al. Amazon deforestation causes strong regional warming. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, v. 120, n. 45, e2309123120, 2023.

CALLO-CONCHA, D.; THOMÉ, R. C. A.; VAN DER WAL, H. et al. Mapping the socio-ecology of non-timber forest products (NTFP) extraction in the Brazilian Amazon: the case of açaí (*Euterpe precatoria* Mart.) in Acre. **Land Use Policy**, v. 82, p. 367–378, 2018.

CANTEIRO, C. *Euterpe precatoria* Mart. **The IUCN Red List of Threatened Species**, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-2.RLTS.T59466652A59466656.en>. Acesso em: 25 nov. 2025.

CARNEIRO, J. G. de A. **Produção e controle de qualidade de mudas florestais**. Curitiba: UFPR/FUPEF; Campos dos Goytacazes: UENF, 1995.

CARVALHO, R. C.; NAVEGANTES-ALVES, L. F.; CARNEIRO, R. V. et al. Forest restoration in the floodplains of the Amazon estuary subjected to intensive açaí management. **Ambiente & Sociedade**, v. 24, p. 1–22, 2021.

CARTAXO, C. B. C.; HOMMA, A. K. O.; SOUSA, N. R. et al. **Boas práticas de manejo para o extrativismo sustentável do açaí**. Brasília, DF: Embrapa, 2020.

CARTAXO, C. B. C.; HOMMA, A. K. O.; SOUSA, N. R. et al. *Euterpe precatoria* Mart.: boas práticas de produção na coleta e pós-colheita de açaí-solteiro*. Rio Branco, AC: Embrapa Acre, 2020.

CASAL, J. J. Shade avoidance. **The Arabidopsis Book**, v. 10, e0157, 2012.

CASTILLO, C. D. A.; MELO, G. S.; COSTA, F. S. et al. Productivity of açaí *Euterpe precatoria* and production system management recommendations in the South of the Amazonas. **Revista de Gestão Social e Ambiental**, v. 18, n. 3, e06972, 2024.

- CHAZDON, R. L. Leaf display, canopy structure, and light interception of two understory palm species. **American Journal of Botany**, v. 72, n. 10, p. 1493–1502, 1985.
- CHAZDON, R. L. Light variation and carbon gain in rain forest understory palms. **Journal of Ecology**, v. 74, n. 4, p. 995–1012, 1986.
- CHAZDON, R. L.; GUARIGUATA, M. R. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. **Biotropica**, v. 48, n. 6, p. 716–730, 2016.
- CHEN, J.; WU, S.; DONG, F. et al. Mechanism underlying the shading-induced chlorophyll accumulation in tea leaves. **Frontiers in Plant Science**, v. 12, 779819, 2021.
- CONFORTO, E. C.; CONTIN, D. R. Desenvolvimento do açaizeiro de terra firme, cultivar Pará, sob atenuação da radiação solar em fase de viveiro. **Bragantia**, v. 68, n. 4, p. 979–983, 2009.
- DAPONT, E. C.; SILVA, J. B.; ALVES, C. Z. Initial development of açaí plants under shade gradation. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 38, n. 2, e-940, 2016.
- DER-SP. **ET-DE-S00/004 – Plantio e manutenção de mudas de essências florestais nativas**. São Paulo: Departamento de Estradas de Rodagem do Estado de São Paulo, 2007.
- DIAS, M. C.; OLIVEIRA, M. C.; SANTOS, J. et al. **Cadeia produtiva do açaí no Amazonas: diagnóstico e perspectivas**. Manaus: Idesam/Sepror, 2020.
- DICKSON, A.; LEAF, A. L.; HOSNER, J. F. Quality appraisal of white spruce and white pine seedling stock in nurseries. **The Forestry Chronicle**, v. 36, n. 1, p. 10–13, 1960.
- DRACXLER, C. M.; KISSLING, W. D. The mutualism–antagonism continuum in Neotropical palm–frugivore interactions: from interaction outcomes to ecosystem dynamics. **Biological Reviews**, 2021.
- EMBRAPA. **Boas práticas na cadeia de produção de açaí**. Brasília, DF: Embrapa, 2021.
- FAO. **Global plan of action for the conservation, sustainable use and development of forest genetic resources**. Rome: FAO, 2014.
- FERNÁNDEZ-MILMANDA, G. L.; BALLARÉ, C. L. Shade avoidance: expanding the color and hormone palette. **Trends in Plant Science**, v. 26, n. 5, p. 509–523, 2021.
- FERNÁNDEZ-OTÁROLA, M.; AVALOS, G. Demographic variation across successional stages and their effects on the population dynamics of the neotropical palm *Euterpe precatoria*. **American Journal of Botany**, v. 101, n. 6, p. 1023–1028, 2014.
- FERREIRA, E. J. L.; OLIVEIRA, I. C. A.; PINHEIRO, R. M. et al. Exploração, beneficiamento e comercialização dos frutos e da polpa de açaí-solteiro (*Euterpe precatoria* Mart., Arecaceae) em Rio Branco, Acre. **Biodiversidade Brasileira**, v. 15, n. 3, p. 22–31, 2025.
- FORSMAN, A. Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations and species. **Heredity**, v. 115, p. 276–284, 2015.
- FRANKLIN, K. A. Shade avoidance. **New Phytologist**, v. 179, n. 4, p. 930–944, 2008.

- FRASER, D. P.; PANTER, P. E.; SHARMA, A. et al. Phytochrome A elevates plant circadian-clock components to suppress shade avoidance in deep-canopy shade. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, v. 118, n. 27, e2108176118, 2021.
- FREITAS, M. A. B.; MAGALHÃES, J. L. L.; CARMONA, C. P. et al. Intensification of açai palm management largely impoverishes tree assemblages in the Amazon estuarine forest. **Biological Conservation**, v. 261, 109251, 2021.
- GATTI, M. G.; CAMPANELLO, P. I.; GOLDSTEIN, G. Growth and leaf production in the tropical palm *Euterpe edulis*: light conditions versus developmental constraints. **Flora**, v. 206, n. 8, p. 742–748, 2011.
- GOMES, J. M.; COUTO, L.; LEITE, H. G. et al. Parâmetros morfológicos na avaliação da qualidade de mudas de *Eucalyptus grandis* em diferentes tamanhos de tubete e dosagens de N–P–K. **Revista Árvore**, v. 26, n. 6, p. 655–664, 2002.
- GUIMARÃES, L. A. O. P.; OLIVEIRA, L. M.; MOURA, N. F. Emergence and vigor of *Euterpe edulis* seedlings under shading and pericarp removal. **Iheringia, Série Botânica**, v. 73, p. 159–166, 2018.
- HENDERSON, A. **The palms of the Amazon**. New York: Oxford University Press, 1995.
- HENDERSON, A.; GALEANO, G.; BERNAL, R. **Field guide to the palms of the Americas**. Princeton: Princeton University Press, 1995.
- HORN, J. W.; FISHER, J. B.; TOMLINSON, P. B. et al. Evolution of lamina anatomy in the palm family (Arecaceae). **American Journal of Botany**, v. 96, n. 8, p. 1462–1486, 2009.
- IBGE. **Sistema IBGE de Recuperação Automática (SIDRA)**. Versão 07/2025. Disponível em: <https://sidra.ibge.gov.br>. Acesso em: 18 set. 2025.
- ISAZA, C.; GALEANO, G.; BERNAL, R. Manejo actual del asaí (*Euterpe precatoria* Mart.) para la producción de frutos en el sur de la Amazonia colombiana. **Colombia Forestal**, v. 17, n. 1, p. 77–96, 2014.
- ISAZA, C.; GUTIÉRREZ, M.; CASANOVES, F. et al. Demography of *Euterpe precatoria* and *Mauritia flexuosa* in the Amazon. **Biotropica**, v. 49, n. 3, p. 424–433, 2017.
- JIA, Y.; KONG, X.; HU, K. et al. PIFs coordinate shade avoidance by inhibiting auxin repressor ARF18 and metabolic regulator QQS. **New Phytologist**, v. 228, n. 2, p. 609–621, 2020.
- KANG, J.; LI, Z.; WU, T. et al. Bioactivities of açai (*Euterpe precatoria* Mart.) fruit pulp: superior antioxidant and anti-inflammatory properties to *Euterpe oleracea* Mart. **Food Chemistry**, v. 133, p. 671–677, 2012.
- KEBROM, T. H.; BRUTNELL, T. P. The molecular analysis of the shade avoidance syndrome in *Zea mays*. **Journal of Experimental Botany**, v. 58, n. 12, p. 3079–3087, 2007.
- KÜCHMEISTER, H.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I.; GOTTSBERGER, G. Flowering, pollination, nectar standing crop, and nectaries of *Euterpe precatoria* (Arecaceae), an Amazonian rain forest palm. **Plant Systematics and Evolution**, v. 206, p. 71–97, 1997.

- LANDI, M.; SISÓ, S.; FLEXAS, J. et al. Unveiling the shade nature of cyanic leaves: a view from the leaf economic spectrum. **Plant, Cell & Environment**, v. 44, p. 3221–3237, 2021.
- LEAL FILHO, W.; DINIS, M. A. P.; CANOVA, M. A. et al. Managing ecosystem services in the Brazilian Amazon: the influence of deforestation and forest degradation in the world's largest rain forest. **Geoscience Letters**, v. 12, art. 24, 2025.
- LEI, Y.; MA, Q.; ZHANG, Y. et al. Functional dissection of phytochrome A in plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 15, 1340260, 2024.
- LICHTENTHALER, H. K.; AC, A.; MAREK, M. V. et al. Chlorophyll fluorescence kinetics, photosynthetic activity and pigment composition of blue-shade and half-shade leaves as compared to sun and shade leaves of different trees. **Photosynthesis Research**, v. 117, p. 355–366, 2013.
- LIU, Y.; JAFARI, F.; WANG, H. Integration of light and hormone signaling pathways in the regulation of plant shade avoidance syndrome. **aBIOTECH**, v. 2, n. 2, p. 131–145, 2021.
- LOPES, E.; SOARES-FILHO, B.; SOUZA, F. et al. Mapping the socio-ecology of non-timber forest products (NTFP) extraction: açaí (*Euterpe precatoria* Mart.) in Acre. **Landscape and Urban Planning**, v. 188, p. 110–117, 2019.
- MARENGO, J. A.; ESPINOZA, J. C. Changes in climate and land use over the Amazon: variability and trends. **Frontiers in Earth Science**, v. 6, 228, 2018.
- MARENGO, J. A.; ESPINOZA, J. C.; FU, R. et al. Long-term variability, extremes and changes in temperature and hydrometeorology in the Amazon region: a review. **Acta Amazonica**, v. 54, spe1, e54es22098, 2024.
- MARTINOT, J. F.; PEREIRA, H. dos S.; DA SILVA, S. C. P. Coletar ou cultivar: as escolhas dos produtores de açaí-da-mata (*Euterpe precatoria*) do Amazonas. **Revista de Economia e Sociologia Rural**, v. 55, n. 4, 2017.
- MARTÍNEZ-GARCÍA, J. F.; GALLEMÍ, M.; MOLINA-CONTRERAS, M. J. et al. The shade avoidance syndrome in *Arabidopsis*: the antagonistic role of phytochrome A and B differentiates vegetation proximity and canopy shade. **PLoS ONE**, v. 9, n. 10, e109275, 2014.
- MARTINS, S. C. V.; GALMÉS, J.; CAVATTE, P. C. et al. Understanding the low photosynthetic rates of sun and shade coffee leaves: bridging the gap on the relative roles of hydraulic, diffusive and biochemical constraints. **PLoS ONE**, v. 9, n. 4, e95571, 2014.
- MELO, G. C. Sazonalidade de produção e produtividade de açaizeiros *Euterpe oleracea* Mart. e *Euterpe precatoria* Mart. cultivados em sistema agroflorestal no sul do Amazonas. 2022. Dissertação (Mestrado) – **Universidade Federal do Amazonas**, Manaus, 2022.
- MELO, G. S.; COSTA, F. S.; SILVA, L. C. Productivity of açaí *Euterpe precatoria* and production system management recommendations in the South of the Amazonas. **Revista de Gestão Social e Ambiental**, v. 18, n. 3, e06972, 2024.
- MORENO-MATEOS, D.; ALBERDI, A.; MORRIËN, E. et al. The long-term restoration of ecosystem complexity. **Nature Ecology & Evolution**, v. 4, n. 5, p. 676–685, 2020.

- MU, Y.; JONES, C. An observational analysis of precipitation and deforestation age in the Brazilian Legal Amazon. **Atmospheric Research**, v. 271, 106122, 2022.
- NASCIMENTO, W. M. O.; GATTI, L. A. P. **Produção de mudas de açaizeiro em recipientes de diferentes volumes**. Belém: Embrapa Amazônia Oriental, 2020. (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, n. 143).
- NUNES, S.; GASTAUER, M.; CAVALCANTE, R. B. L. et al. Challenges and opportunities for large-scale reforestation in the Eastern Amazon using native species. **Forest Ecology and Management**, v. 466, 118120, 2020.
- PANIAGUA-ZAMBRANA, N.; BUSSMANN, R. W.; MACÍA, M. J. The socioeconomic context of the use of *Euterpe precatoria* Mart. and *E. oleracea* Mart. in Bolivia and Peru. **Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine**, v. 13, 32, 2017.
- PAIVA, H. N.; GOMES, J. M. **Viveiros florestais**. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 1995.
- PEGUERO-PINA, J. J.; SISÓ, S.; FLEXAS, J. et al. Coordinated modifications in mesophyll conductance, photosynthetic potentials and leaf nitrogen contribute to explain the large variation in foliage net assimilation rates across *Quercus ilex* provenances. **Tree Physiology**, v. 37, n. 8, p. 1084–1094, 2017.
- PINTAUD, J.-C.; GALEANO, G.; BALSLEV, H. et al. Las palmeras de América del Sur: diversidad, distribución e historia evolutiva. **Revista Peruana de Biología**, v. 15, supl. 1, p. 7–29, 2008.
- PIERIK, R.; DE WIT, M. Control of plant growth and defense by photoreceptors: from mechanisms to opportunities in agriculture. **Molecular Plant**, v. 14, n. 1, p. 61–76, 2021.
- POMPELLI, M. F.; MARTINS, S. C. V.; CELIN, E. F. et al. What is the influence of ordinary epidermal cells and stomata on the leaf epidermal features in coffee plants? **Brazilian Journal of Biology**, v. 70, n. 4, p. 1083–1088, 2010.
- PONNU, J.; HOECKER, U. Signaling mechanisms by *Arabidopsis* cryptochromes. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, 844714, 2022.
- POORTER, H. Growth responses of fifteen rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. **Functional Ecology**, v. 13, n. 3, p. 396–410, 1999.
- POORTER, H.; NIINEMETS, Ü.; NTAGKAS, N. et al. A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole-plant performance. **New Phytologist**, v. 223, n. 3, p. 1073–1105, 2019.
- POORTER, H.; NIKLAS, K. J.; REICH, P. B. et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist**, v. 193, n. 1, p. 30–50, 2012.
- RAMOS, S. L. F.; CARNAVAL, A. C.; OLIVEIRA, M. S. P. et al. Paternity analysis, pollen flow and spatial genetic structure in *Euterpe precatoria*. **Ecology and Evolution**, v. 8, n. 22, p. 11143–11161, 2018.

- RAMOS, S. L. F.; FREITAS, M. A. B.; NAZARENO, A. G. et al. Genetic structure in populations of *Euterpe precatoria* Mart. in the Brazilian Amazon. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 8, 603448, 2021.
- RAPNOUIL, T. L.; CANGUILHEM, M. G.; JULIEN, F. et al. Light intensity mediates phenotypic plasticity and leaf trait regionalization in a tank bromeliad. **Annals of Botany**, v. 132, n. 3, p. 443–454, 2023.
- ROCHA, E. Potencial ecológico para o manejo de frutos de açaizeiro (*Euterpe precatoria* Mart.) em áreas extrativistas no Acre, Brasil. **Acta Amazonica**, v. 34, n. 2, p. 237–250, 2004.
- ROCHA, E.; VIANA, V. M. Manejo de *Euterpe precatoria* Mart. (açaí) no Seringal Caquetá, Acre, Brasil. **Scientia Forestalis**, n. 65, p. 59–69, 2004.
- ROCHA, S. Y. N. da; FERREIRA, M. J.; CLEMENT, C. R. et al. Systematic review of the state of knowledge about açaí-do-Amazonas (*Euterpe precatoria* Mart., Arecaceae). **Plants**, v. 14, n. 15, p. 2439, 2025.
- ROIG-VILLANOVA, I.; MARTÍNEZ-GARCÍA, J. F. Plant responses to vegetation proximity: a whole life perspective on the shade avoidance syndrome. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, 236, 2016.
- ROMAN, H.; GIRAULT, T.; BARBIER, F. F. et al. Cytokinins are initial targets of light in the control of bud outgrowth. **Plant Physiology**, v. 172, n. 1, p. 489–509, 2016.
- SANTOS, J. A.; OLIVEIRA, I. V. Diferentes recipientes na produção de mudas de açaizeiro. **Research, Society and Development**, v. 10, n. 4, e33810414174, 2021.
- SANTOS-COCHEV-DA-CRUZ, J.; DE-FREITAS-ENCINAS-DARDENGO, J.; SOUZA-RODRIGUES, A. et al. Diversity and genetic structure of natural populations of the palm tree *Euterpe precatoria* (Arecaceae). **Revista de Biología Tropical**, v. 70, n. 1, p. 1–18, 2022.
- SCHNEIDER, H. M. Characterization, costs, cues and future perspectives of phenotypic plasticity. **Annals of Botany**, v. 130, n. 2, p. 131–148, 2022.
- SHIMIZU-SATO, S.; TANAKA, M.; MORI, H. Auxin–cytokinin interactions in the control of shoot branching. **Plant Molecular Biology**, v. 69, p. 429–435, 2009.
- SILVA, J. Z.; LAUTERJUNG, M. B.; DOS REIS, M. S. Influence of reproduction and basal area on the increment of *Euterpe edulis*. **Floresta e Ambiente**, v. 27, n. 4, e20180058, 2020.
- SILVA, L. O. E.; ALMEIDA, R. N.; FEITOZA, R. B. B. et al. Modifications in leaf anatomical traits of *Coffea* spp. under combined drought and heat. **Plants**, v. 14, n. 5, 828, 2025.
- SILVA, R. F.; EITELWEIN, M. T.; CHERUBIN, M. R. et al. Produção de mudas de *Eucalyptus grandis* em substratos orgânicos alternativos. **Ciência Florestal**, v. 24, n. 3, p. 609–619, 2014.
- SILVA NETO, O. P. da; MIRANDA, I.; BARBOSA, E. M. et al. Seedling morphology of *Euterpe precatoria* MART. under levels of irradiance. **Journal of Agricultural Science**, v. 7, n. 10, p. 96–104, 2015.

SILVEIRA, J. T. da; ROSA, A. P. C. da; MORAIS, M. G. de et al. An integrative review of açai (*Euterpe oleracea* and *Euterpe precatoria*): traditional uses, phytochemical composition, market trends, and emerging applications. **Food Research International**, v. 173, 113304, 2023.

SONG, B.; ZHAO, H.; DONG, K. et al. Phytochrome A inhibits shade-avoidance responses under strong shade via brassinosteroid pathway repression in *Arabidopsis*. **The Plant Journal**, v. 104, n. 6, p. 1520–1534, 2020.

TEIXEIRA, B.; TEIXEIRA, G.; DARNET, E. et al. A review of the genus *Euterpe*: botanical and genetic aspects of açai, the purple gold of the Amazon. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 208, n. 1, p. 1–13, 2024.

TOMLINSON, P. B. **The structural biology of palms**. Oxford: Clarendon Press; New York: Oxford University Press, 1990.

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RECÔNCAVO DA BAHIA. **Manual de viveiro e produção de mudas de espécies florestais nativas**. Cruz das Almas: UFRB, 2008.

VEINTIMILLA, D.; NGO BIENG, M. A.; DELGADO, D. et al. Drivers of tropical rainforest composition and alpha diversity patterns over a 2,520 m altitudinal gradient. **Ecology and Evolution**, v. 9, n. 10, p. 5720–5730, 2019.

WANG, X.; GAO, X.; LIU, Y. et al. Progress of research on the regulatory pathway of the plant shade-avoidance syndrome. **Frontiers in Plant Science**, v. 11, 439, 2020.

YAMAGUCHI, K. K. de L.; PEREIRA, L. F. R.; LAMARÃO, C. V. et al. Amazon açai: chemistry and biological activities — a review. **Food Chemistry**, v. 179, p. 137–151, 2015.

YANG, C.; LI, L.; XU, Y. et al. Hormonal regulation in shade avoidance. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, 1527, 2017.

XIE, X.; WANG, Y.; WEI, L. et al. Integration of light and auxin signaling in shade plants: from mechanisms to opportunities in urban agriculture. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 23, n. 7, 3422, 2022.

ZHAO, X.; FAN, J.; ZHANG, S. et al. Shade effects on growth, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of three *Paeonia* species. **PeerJ**, v. 8, e8559, 2020.

CAPÍTULO II

**INTEGRAÇÃO MORFOFUNCIONAL E ALOMÉTRICA EM MUDAS DE
Euterpe precatoria: RESPOSTAS A GRADIENTES DESOMBREAMENTO
EM VIVEIRO**

INTEGRAÇÃO MORFOFUNCIONAL E ALOMÉTRICA EM MUDAS DE *Euterpe precatoria*: RESPOSTAS A GRADIENTES DE SOMBREAMENTO EM VIVEIRO

Cleyton Silva de Araújo¹

¹ Universidade Federal do Acre

Resumo

A expansão de áreas desmatadas na Amazônia tem reduzido a fitodiversidade e comprometido a restauração ecológica. O uso de mudas vigorosas de espécies nativas constitui estratégia central para recuperar áreas com baixa capacidade de regeneração natural e, ao mesmo tempo, sustentar cadeias produtivas regionais. Entre essas espécies, o açaí-do-Amazonas (*Euterpe precatoria*) destaca-se pelo valor social, econômico e ambiental. Assim, o objetivo deste trabalho foi avaliar a resposta morfofuncional, a biomassa e a qualidade de mudas de *E. precatoria* sob sombreamento artificial em viveiro. O experimento foi conduzido em delineamento em blocos casualizados, em parcelas subdivididas no tempo (Sombreamento = parcela; idade em meses após o plantio, MAP = subparcela), com cinco níveis de sombreamento (20, 35, 50, 65 e 80%), quatro blocos e seis plantas por parcela. As avaliações foram bimestrais (2–12 MAP) e incluíram crescimento não destrutivo (altura, diâmetro), área foliar (LA), índice SPAD, biomassa aérea, radicular e total (SDM, RDM, TDM), alocação (S/R, LAR, LMR, SLA) e qualidade (DQI). Os dados foram analisados por ANOVA apropriada ao delineamento (split-plot), regressões polinomiais e superfícies de resposta ($S \times \text{MAP}$), com ênfase nos pontos de máxima. Os resultados mostraram que excessos de luz ou de sombra retardam o desempenho, enquanto sombreamentos intermediários (~45–55%) favoreceram crescimento, expansão foliar, biomassa total e qualidade (DQI) de forma consistente ao longo do ciclo. A biomassa radicular (RDM) tendeu a ótimos ligeiramente menores de sombra (~34–52%), e altura aumentou com o sombreamento, ao passo que diâmetro respondeu de forma quadrática. Em síntese, 50% de sombreamento é recomendável para a produção de mudas de *E. precatoria* em viveiro, por aliar disponibilidade prática de telas comerciais e desempenho superior em crescimento e qualidade.

Palavras-chave: Açaizeiro-solteiro; Amazônia; Qualidade morfofuncional de mudas; Produção de mudas; Taxas de crescimento.

1 INTRODUÇÃO

A Amazônia permanece no epicentro do debate global sobre mudanças climáticas, conservação da biodiversidade e desenvolvimento sustentável. Embora dados oficiais indiquem redução significativa do desmatamento — 6.288 km² registrados entre agosto de 2023 e julho de 2024, representando declínio de 30,6% em relação ao período anterior — a magnitude histórica da conversão florestal e os processos de degradação por fogo continuam exercendo pressão intensa sobre ecossistemas e comunidades locais (INPE, 2025; GFW, 2025). Estes avanços coexistem com crescente corpo de evidências científicas demonstrando que, além do corte raso, a degradação florestal resultante de incêndios recorrentes, efeitos de borda e exploração madeireira responde por parcela substancial das perdas de carbono e alterações do microclima regional (Matricardi et al., 2020; Lapola et al., 2023; Aragão et al., 2018; Flores et al., 2024).

Neste cenário de pressão sobre recursos florestais, a produção de mudas de alta qualidade emerge como fator determinante para o sucesso de iniciativas de restauração ecológica e estabelecimento de sistemas agroflorestais produtivos. Indicadores morfofuncionais consolidados na literatura têm demonstrado consistente poder preditivo sobre o desempenho a campo de espécies florestais tropicais, incluindo espécies amazônicas nativas (Gonçalves et al., 2024). A incorporação do “Target Plant Concept” e de métricas integradoras facilita substancialmente a definição de padrões de qualidade orientados às especificidades do sítio de plantio e aos objetivos de manejo.

Entre os produtos florestais não madeireiros (PFNMs) amazônicos, o açaí do gênero *Euterpe* destaca-se pelo triplice relevância social, econômica e ambiental. Enquanto *Euterpe oleracea* domina as cadeias produtivas do estuário amazônico, *E. precatoria* — o açaizeiro-solteiro — sustenta sistemas de valor nas porções centrais e ocidentais da bacia, apresentando demanda crescente e desempenhando papel estratégico na segurança alimentar e geração de renda para populações ribeirinhas e urbanas (Silveira et al., 2023; Rocha et al., 2025; Teixeira et al., 2025). Revisões recentes consolidam o conhecimento sobre biologia reprodutiva, diversidade de usos, variabilidade genética e perspectivas de melhoramento do gênero, reforçando a necessidade crítica de protocolos específicos de produção de mudas para *E. precatoria*.

No estágio de viveiro, a disponibilidade e qualidade da luz constituem fatores-chave para o crescimento adequado de palmeiras jovens. Para *E. precatoria*, evidências experimentais convergem para um ótimo sob sombreamento intermediário a alto, com ambientes fornecendo

50-75% de redução da radiação solar plena promovendo incrementos superiores de crescimento e qualidade de mudas (Almeida et al., 2018). Resultados similares têm sido consistentemente reportados para *E. oleracea* (Araújo et al., 2019), sugerindo um padrão comum no gênero.

Telas de sombreamento exercem influência multifatorial sobre o desenvolvimento de mudas, modulando não apenas a irradiância incidente, mas também o microclima (temperatura do ar e foliar, déficit de pressão de vapor) e as propriedades espectrais da luz através da difusão e alteração de componentes espectrais específicos. Estes efeitos afetam profundamente processos fotomorfogenéticos e trocas gasosas, conforme amplamente documentado em culturas modelo sob redes fotoseletivas (Zhang et al., 2022; Nguyen et al., 2022; Kabir et al., 2024). Consequentemente, o sombreamento artificial representa ferramenta fundamental para padronizar condições ambientais, minimizar estresse abiótico e otimizar a qualidade de mudas destinadas a programas de reflorestamento e sistemas produtivos de açaí.

Apesar dos avanços conceituais, permanece limitado o conhecimento sobre as respostas quantitativas de *E. precatoria* a gradientes de sombreamento ao longo do tempo, particularmente no que se refere à integração entre crescimento e alocação de biomassa, qualidade fisiológica e dinâmica arquitetural. Estudos anteriores têm frequentemente focado pontos isolados no tempo ou considerado apenas subconjuntos de variáveis, limitando a compreensão holística dos processos adaptativos e a otimização de protocolos de produção.

Diante desta lacuna, o presente estudo teve como objetivo fazer uma abordagem integrativa para quantificar, em mudas de *Euterpe precatoria*, os efeitos combinados de gradientes de sombreamento e idade das mudas sobre crescimento, qualidade morfofuncional e taxas ecofisiológicas.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1. LOCALIZAÇÃO DO EXPERIMENTO E CONDIÇÕES CLIMÁTICAS

O experimento foi conduzido entre outubro de 2021 e outubro de 2022 no viveiro do campo experimental da Embrapa Acre, Rio Branco, Acre, Brasil (10°01'30" S; 67°42'18" W). O clima local é tropical monçônico (Am), conforme Köppen–Geiger, com altas temperaturas e umidade relativa, estação seca curta e elevados índices pluviométricos ao longo do ano. A temperatura média anual é de 26,3 °C, a precipitação média anual de 1.600 mm e a umidade relativa média de 84% (Agritempo, 2025).

2.2. MATERIAL VEGETAL E PRODUÇÃO DE MUDAS

Sementes de *Euterpe precatoria* foram coletadas de matrizes na área de reserva legal da Embrapa Acre e a semeadura ocorreu em sementeiras, contendo areia lavada. Aproximadamente 30 dias após a emergência, no estágio “ponto-palito”, as plântulas foram repicadas para sacos de polietileno preto (20 × 30 cm), preenchidos com substrato a base de terra extraída da camada superficial do solo de mata, casca de castanha-do-brasil curtida e triturada e areia, na proporção de 7:2:1. Ao substrato, foi adicionado 4 kg.m⁻³ de fertilizante de liberação controlada, Basacote Plus 15-8-12 (+2), 12 meses e misturado em betoneira, para uma boa homogeneização. Após o pegamento, as mudas foram conduzidas sob os tratamentos de sombreamento.

2.3. DELINEAMENTO EXPERIMENTAL E TRATAMENTOS

Adotou-se delineamento em blocos casualizados (DBC), com cinco tratamentos de sombreamento, quatro repetições e seis plantas por parcela. Os tratamentos corresponderam a 20%, 35%, 50%, 65% e 80% de sombreamento, obtidos com telas de polietileno preta (sombrite) com atenuação nominal de radiação segundo o fabricante. As parcelas foram distribuídas de forma a minimizar gradientes de luminosidade e umidade no viveiro.

2.4. MANEJO DE IRRIGAÇÃO, ADUBAÇÃO E FITOSSANIDADE

A irrigação foi realizada diariamente por microaspersão, visando manter o substrato próximo à capacidade de campo. Aos 8 meses, após a repicagem das mudas para os saquinhos, iniciou-se uma complementação mensal de adubação com NPK, via fertirrigação, a fim de se manter um adequado estado nutricional das mudas. O controle de plantas espontâneas foi manual e realizado sempre que necessário. Para fitossanidade, com atenção à antracnose

(*Colletotrichum* spp.), aplicaram-se fungicidas sistêmicos e mesostêmicos em rotação quinzenal, alternando piraclostrobina + epoxiconazol e trifloxistrobina + tebuconazol (Nogueira et al., 2018), conforme o arranjo de mudas ilustrado na Figura 1.



Figura 1. Vista interna de casa de sombreamento utilizada no experimento, com mudas de *Euterpe precatoria* em sacos de polietileno dispostas em linhas. Rio Branco, AC.

2.5. CRONOGRAMA E AVALIAÇÕES NÃO DESTRUTIVAS

Todas as avaliações foram realizadas bimestralmente dos 2 aos 12 meses após a repicagem (months after pricking out - MAP), totalizando seis avaliações. As avaliações não destrutivas abrangeram variáveis morfológicas associadas ao crescimento. A altura da planta (H, em cm) foi mensurada do colo até a interceção entre o pecíolo e o primeiro par de folíolos da folha mais alta, utilizando régua graduada; o diâmetro do colo (SD, em mm) foi aferido a 1 cm acima do nível do substrato, com auxílio de paquímetro digital; e o número de (NL, em folhas planta⁻¹) foi obtido pela contagem das folhas totalmente expandidas e fisiologicamente ativas. Foi avaliado ainda o índice SPAD, obtido como estimativa indireta e não destrutiva da concentração relativa de clorofila foliar. As leituras foram realizadas utilizando um clorofilômetro portátil SPAD-502® (Konica Minolta, Japão), em folhas completamente expandidas e fisiologicamente ativas, entre 08:00 e 10:00 da manhã.

2.6. AVALIAÇÕES DESTRUTIVAS - ÁREA FOLIAR E BIOMASSA

Para a determinação da área foliar e biomassa, as plantas foram cuidadosamente lavadas em água corrente para remoção do substrato, após isso, foi separado em folhas, estipe (compondo a parte aérea) e raízes. A área foliar (LA, cm²) foi determinada por digitalização de

todas as folhas em scanner de mesa (resolução ≥ 300 dpi) com régua de calibração incluída no enquadramento; as imagens foram processadas no ImageJ (escala definida pela régua) para estimativa da área. Em seguida, os componentes foram acondicionados em sacos de papel kraft identificados e secos em estufa com circulação de ar forçada a 55 °C até massa constante. Determinaram-se as massas secas: folhas (LM, g), parte aérea (SDM, g), raízes (RDM, g) e total (TDM, g) em balança semi-analítica. As análises foram conduzidas com médias por parcela.

2.7. ÍNDICES MORFOLÓGICOS E DE QUALIDADE

Com base nesses dados, foi calculado o índice de robustez (H/SD ratio), a distribuição de biomassa (S/R ratio) e, posteriormente, foi estimado o Índice de Qualidade de Dickson (QDI), conforme proposto por Dickson *et al.* (1960), utilizando a equação:

$$IQD = \frac{MST(g)}{\left(\frac{AP(cm)}{DC(mm)} + \frac{MSPA(g)}{MST(g)} \right)}$$

2.8. ANÁLISE DE CRESCIMENTO (INTERVALOS BIMESTRAIS)

Também foram calculadas taxas de crescimento, com base nos dados obtidos previamente. Para isso, foram calculadas as taxas no fim de cada intervalo bimestral (4, 6, 8, 10 e 12 MAP), assumindo 30 dias/mês ($\Delta t = 60$ dias por bimestre). Denotando $W = TDM$, $A = LA$ e $LM =$ massa foliar:

- AGR (g dia⁻¹) – taxa absoluta de crescimento:

$$AGR = \frac{Wt_2 - Wt_1}{\Delta t}$$

- RGR (g g⁻¹ dia⁻¹) – taxa relativa de crescimento:

$$RGR = \frac{\ln Wt_2 - \ln Wt_1}{\Delta t}$$

- NAR (g m⁻² dia⁻¹) – taxa assimilatória líquida:

$$NAR = \frac{\ln Wt_2 - \ln Wt_1}{\Delta t \cdot \bar{A}},$$

com a média logarítmica - $\bar{A}$ da área no intervalo:

$$\bar{A}_{log} = \frac{At_1 + At_2}{2}$$

- LAR (cm² g⁻¹) – razão de área foliar:

$$LAR = \frac{LA}{TDM}$$

- LMR (g g^{-1}) – razão de massa foliar:

$$LMR = \frac{LM}{TDM}$$

- SLA ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) – área foliar específica:

$$SLA = \frac{LA}{LM}$$

2.9. ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância, em esquema de parcelas subdivididas considerando: Sombra testada no erro de parcela (Bloco×Sombra) e MAP e S×MAP no erro de subparcela (residual). Pressupostos foram avaliados por Shapiro–Wilk (normalidade dos resíduos por estrato) e Levene (homogeneidade de variâncias); transformações (log/Box–Cox) foram aplicadas quando necessário. Em presença de efeitos significativos ($p < 0,05$), procedeu-se ao ajuste do modelo 3D, com apresentação da equação, R^2 e significância dos termos. Todas as análises foram realizadas no RStudio (v. 2025.05.1+513), com stats (ANOVA/regressão), car (pressupostos), emmeans (EMMs), ggplot2/plotly (gráficos 2D/3D) e rgl (render 3D interativo).

Para cada variável, ajustaram-se modelos polinomiais de 2ª ordem em S e MAP, com interação, usando:

$$Y = \beta_0 + \beta_1 \cdot \text{Shade} + \beta_2 \cdot \text{MAP} + \beta_3 \cdot \text{Shade}^2 + \beta_4 \cdot \text{MAP}^2 + \beta_5(\text{Shoot} \times \text{Shade}) + \varepsilon$$

Para interpretar arquitetura e plasticidade, ajustaram-se relações alométricas log–log: para H vs SD, SDM vs RDM e TDM vs LA (todas em $\log_{10}$), com sombra como fator. Os vetores de trajetória entre tempos consecutivos foram traçados em cada nível de sombra para evidenciar direção e magnitude das mudanças, mantendo marcadores discretos nos nós (2, 4, 6, 8, 10, 12 MAP).

3 RESULTADOS

De acordo com os resultados obtidos, observou-se interação significativa ($p < 0,05$) entre os fatores Sombra e Meses Após o Plantio (MAP) para todas as variáveis morfológicas avaliadas. Diante disso, os efeitos principais foram interpretados através dos desdobramentos, utilizando superfícies de resposta (Sombra $\times$ MAP) e análises de cortes por idade específica ou por nível de sombreamento.

3.1 CRESCIMENTO NÃO DESTRUTIVO

A altura aumentou de forma monotônica com a idade em todos os tratamentos, apresentando relação linear entre 2-10 MAP e desaceleração suave de 10→12 MAP, principalmente nos maiores níveis de sombreamento. Em relação ao fator sombra, a curva de altura foi linear crescente na maioria das idades; apenas aos 4 MAP observou-se um ótimo interior próximo de 75-76%, que posteriormente convergiu para 80% conforme o avanço do ciclo de crescimento (Figura 2).

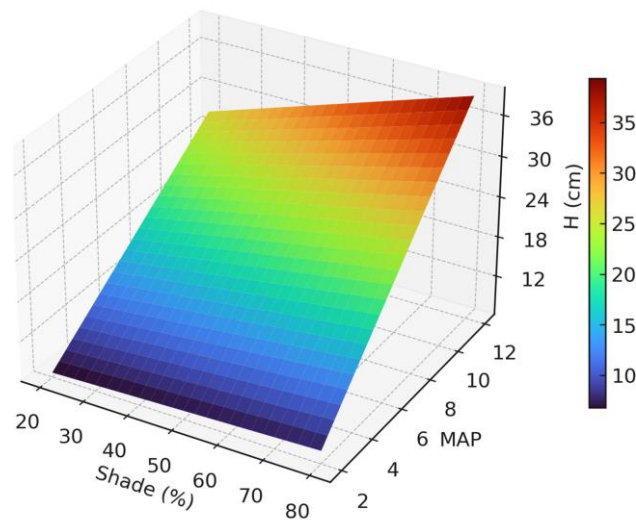


Figura 2. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após a repicagem (MAP, *months after pricking out*) para a altura (H) de mudas de *E. precatoria* Mart. Rio Branco, AC, 2025.

$$\hat{Y} = 3.125 - 0.01677 \cdot S + 1.62 \cdot M + 0.01887 \cdot S \cdot M \quad R^2 = 0.79^{**}$$

O diâmetro cresceu ao longo do tempo, porém sua resposta ao sombreamento foi quadrática, com ponto de máximo permanecendo na faixa intermediária ($\approx 46-59\%$) de 2 a 10 MAP, com indicações de deslocamento para menores níveis de sombra no final do ciclo (12 MAP aproximando-se de $\sim 21\%$), indicando que, quanto mais tardio o desenvolvimento, maior a demanda de luz para favorecer o espessamento caulinar (Figura 3).

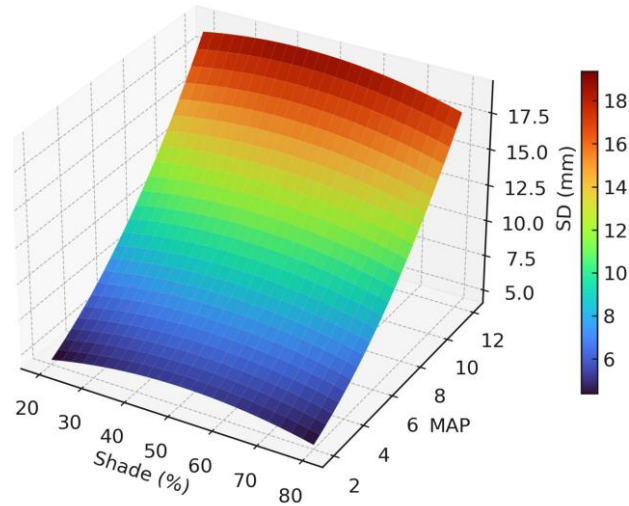


Figura 3. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após a repicagem (MAP, *months after pricking out*) para diâmetro do colo (SD) de mudas de *E. precatoria* Mart. Rio Branco, AC, 2025.

$$\hat{Y} = 1.39 + 0.1194 \cdot S + 0.4289 \cdot M - 0.00154 \cdot S \cdot M - 0.001167 \cdot S^2 + 0.07392 \cdot M^2 \quad R^2 = 0.96^{**}$$

Para o número de folhas foi observado trajetória quadrática em função do sombreamento, com ótimo variável temporalmente: alto (80%) aos 2 MAP, reduzindo para ~40% aos 4 MAP, e elevando-se novamente para ~65-80% entre 6-12 MAP. No eixo temporal, a curva ascendeu até ~8-10 MAP e estabilizou com leve declínio entre 10-12 MAP, especialmente nos maiores níveis de sombreamento. Em conjunto, altura e número de folhas tenderam ao sombreamento moderado-alto (com aceleração mais evidente entre 6→10 MAP), enquanto o diâmetro foi favorecido por maior disponibilidade luminosa, apresentando deslocamento do ótimo para menores níveis de sombra no final do ciclo (Figura 4).

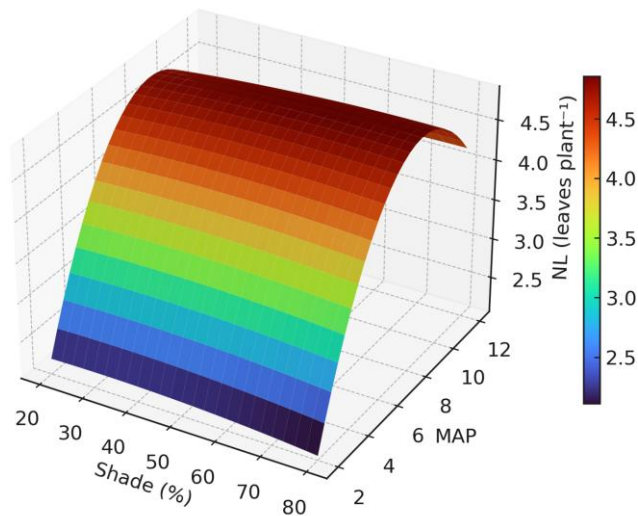


Figura 4. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após a repicagem (MAP, *months after pricking out*) para o número de folhas (NL) de mudas de *E. precatoria* Mart. Rio Branco, AC, 2025.

$$\hat{Y} = 0.4333 + 0.002232 \cdot S + 1.006 \cdot M + 0.0005794 \cdot S \cdot M - 5.732e-05 \cdot S^2 - 0.06023 \cdot M^2 \quad R^2 = 0.91^{**}$$

3.2 BIOMASSA E ÁREA FOLIAR

A biomassa aérea (SDM), radicular (RDM) e total (TDM) aumentaram intensamente com a idade, com impulso pronunciado entre 6→12 MAP e sinais de desaceleração apenas nos extremos de sombreamento (Figura 5). Em relação ao fator sombra, SDM e TDM exibiram curvas côncavas consistentes com ótimos intermediários. O ponto de máximo para TDM manteve-se entre ~44-54% durante todo o ciclo (2-12 MAP), indicando estabilidade do nível intermediário como melhor compromisso entre interceptação luminosa e capacidade assimilatória, enquanto a faixa ótima para SDM concentrou-se em ~46-56%, com pequenas oscilações entre idades. A biomassa radicular (RDM) beneficiou-se de menos sombra (máximos entre ~34-52%), com valores relativamente menores por volta dos 6 MAP.

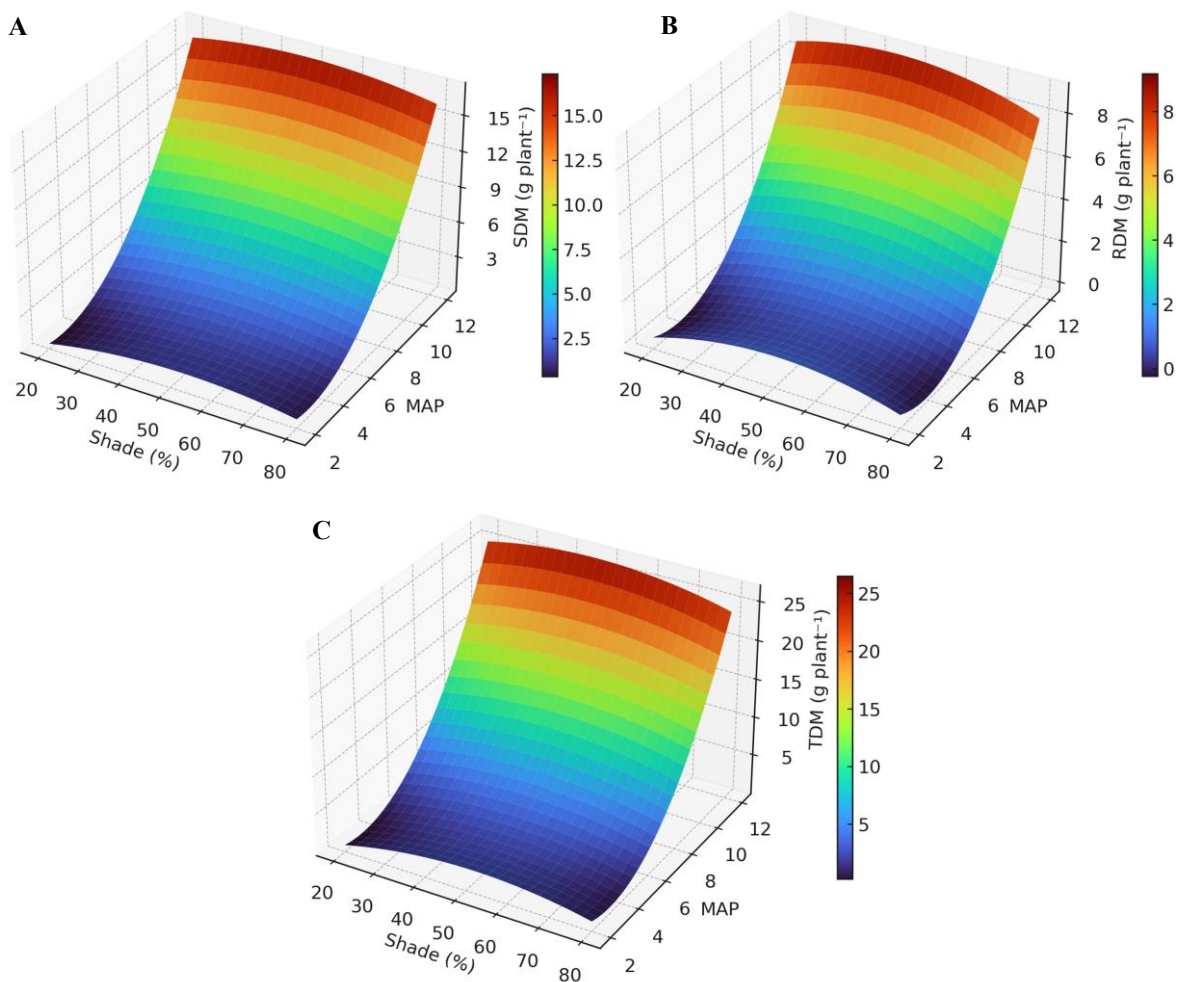


Figura 5. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após a repicagem (MAP, *months after pricking out*) para as massas secas da parte aérea (SDM, A), raízes (RDM, B) e total (TDM, C) de mudas de *E. precatoria* Mart. Rio Branco, AC, 2025.

$$\hat{Y}(\text{SDM}) = -0.1441 + 0.1148 \cdot S - 0.9926 \cdot M - 0.001064 \cdot S \cdot M - 0.001071 \cdot S^2 + 0.1872 \cdot M^2 \quad R^2=0.96^{**}$$

$$\hat{Y}(\text{RDM}) = -0.3097 + 0.1052 \cdot S - 0.8657 \cdot M - 0.001261 \cdot S \cdot M - 0.001011 \cdot S^2 + 0.1241 \cdot M^2 \quad R^2=0.90^{**}$$

$$\hat{Y}(\text{TDM}) = -0.4537 + 0.22 \cdot S - 1.858 \cdot M - 0.002325 \cdot S \cdot M - 0.002082 \cdot S^2 + 0.3112 \cdot M^2 \quad R^2=0.95^{**}$$

Nos atributos foliares, massa foliar (LDM) e área foliar (LA) foram apresentaram comportamento quadráticas em função do sombreamento, com picos estáveis próximos de ~45-55% (Figura 6). Observou-se padrão temporal específico: ótimos ligeiramente maiores (~53-54%) no início e aos 10 MAP, e discretos declínios (~46%) aos 6-8 e 12 MAP, sugerindo ajustes plásticos da copa com expansão eficiente no meio do ciclo e leve recuo final. Em síntese, a produção de biomassa (TDM/SDM) e expansão foliar (LA/LDM) convergem para sombreamento intermediário estável durante o ciclo, com pequenas oscilações (especialmente em 6-8 MAP), enquanto a RDM desloca-se discretamente para menores níveis de sombra.

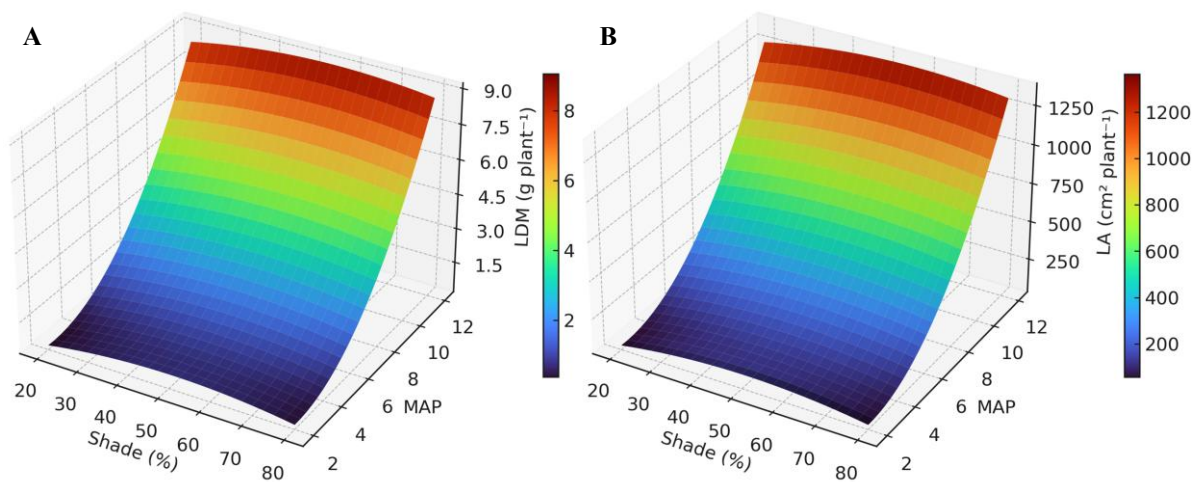


Figura 6. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após a repicagem (MAP, *months after pricking out*) para a massa seca das folhas (LDM, A) e área foliar (LA, B) de mudas de *E. precatoria* Mart. Rio Branco, AC, 2025.

$$\hat{Y}(\text{LDM}) = 0.07208 + 0.04718 \cdot S - 0.4082 \cdot M + 0.000466 \cdot S \cdot M - 0.0004792 \cdot S^2 + 0.08629 \cdot M^2 \quad R^2=0.96^{**}$$

$$\hat{Y}(\text{LA}) = 12.07 + 7.099 \cdot S - 61.42 \cdot M + 0.07011 \cdot S \cdot M - 0.07211 \cdot S^2 + 12.98 \cdot M^2 \quad R^2=0.96^{**}$$

3.3 TAXAS DE CRESCIMENTO

As taxas de crescimento evidenciaram contraste entre impulsos precoces versus tardios no ciclo de produção das mudas. A taxa de crescimento absoluto (AGR) cresceu com a idade, apresentando aceleração nítida entre 8-12 MAP. Quanto ao sombreamento, a curva foi côncava, mas o ótimo deslocou-se fortemente com o tempo: moderado (~52%) aos 4 MAP, mais elevado (~59%) entre 8-10 MAP, e claramente baixo (~23%) aos 12 MAP, indicando que, quanto mais tardio o desenvolvimento, maior a demanda de luz para maximizar o crescimento absoluto. A taxa de crescimento relativo (RGR), por sua vez, mostrou padrão oposto: pico precoce e declínio subsequente, com resposta ao sombreamento instável (máximos alternando entre 20%, 50-70% e 80% conforme o MAP) (Figura 7).

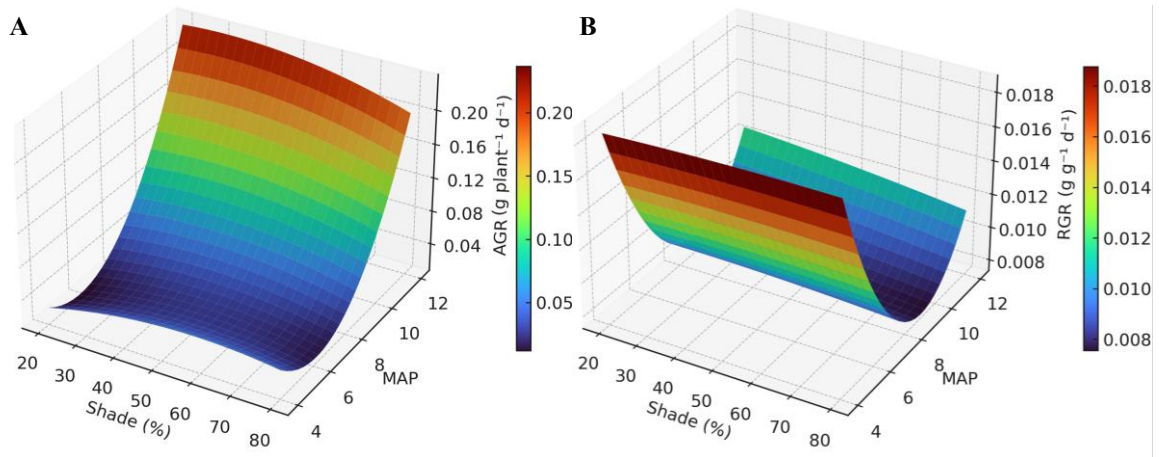


Figura 7. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após a repicagem (MAP, *months after pricking out*) para as taxas de crescimento absoluto (AGR, A) e relativo (RGR, B) de mudas de *E. precatória* Mart. Rio Branco, AC, 2025.

$$\hat{Y}(\text{AGR}) = 0.1552 + 0.002161 \cdot S - 0.06149 \cdot M - 0.000101 \cdot S \cdot M - 1.522e-05 \cdot S^2 + 0.005586 \cdot M^2 \quad R^2=0.84^{**}$$

$$\hat{Y}(\text{RGR}) = 0.04174 + 2.794e-05 \cdot S - 0.007599 \cdot M - 3.158e-06 \cdot S \cdot M - 1.181e-07 \cdot S^2 + 0.0004321 \cdot M^2 \quad R^2=0.70^{**}$$

A taxa assimilatória líquida (NAR) também apresentou alternância: ótimo ~50% aos 4 MAP, ~20% aos 6 e 12 MAP, e ~58-80% entre 8-10 MAP, sugerindo que níveis intermediários favorecem o início do desenvolvimento, baixo sombreamento ganha importância quando a planta expandiu sua área foliar (12 MAP), e maior sombreamento pode otimizar a eficiência entre 8-10 MAP quando o aparato foliar está maduro. Já a área foliar específica (SLA) alternou entre baixa-alta-baixa conforme o MAP (20% em 4, 8-10 MAP; 80% em 6 e 12 MAP), compatível com ajustes na espessura/estrutura foliar (Figura 8).

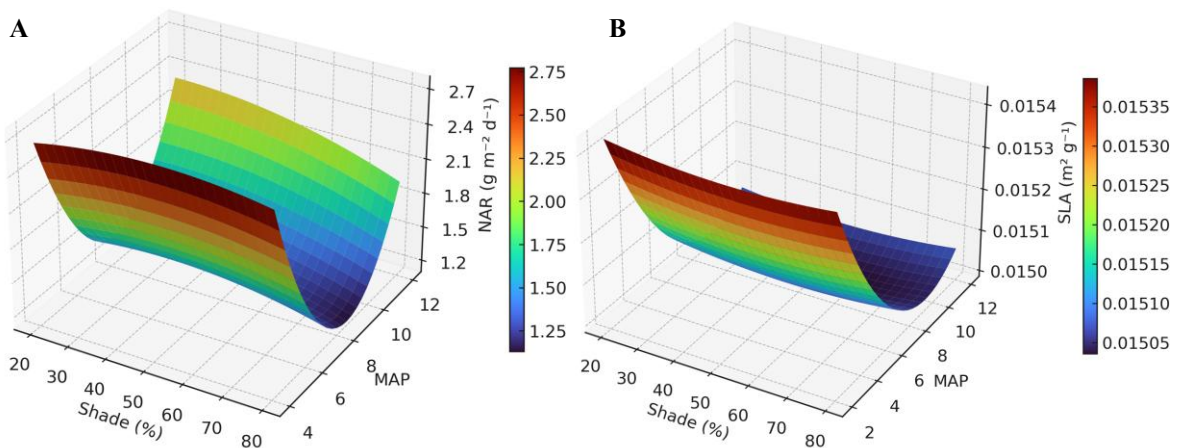


Figura 8. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após a repicagem (MAP, *months after pricking out*) para as taxas de assimilação líquida (NAR, A) e área foliar específica (SLA, B) de mudas de *E. precatória* Mart. Rio Branco, AC, 2025.

$$\hat{Y}(\text{NAR}) = 6.041 + 0.0143 \cdot S - 1.174 \cdot M - 0.0008334 \cdot S \cdot M - 0.0001067 \cdot S^2 + 0.07166 \cdot M^2 \quad R^2=0.64^{**}$$

$$\hat{Y}(\text{SLA}) = 0.01562 - 1.869e-06 \cdot S - 0.0001138 \cdot M + 1.977e-08 \cdot S \cdot M + 1.642e-08 \cdot S^2 + 5.989e-06 \cdot M^2 \quad R^2=0.93^{**}$$

A razão de área foliar (LAR) e razão de massa foliar (LMR) apresentaram padrões distintos ao longo do gradiente de sombreamento e do tempo (Figura 9). LAR apresentou declínio contínuo tanto com o aumento do sombreamento (20→80%) quanto com a idade (2→12 MAP), com superfície praticamente plana, sem indicação de máximos em 80% — comportamento compatível com a redução progressiva da área por unidade de biomassa à medida que a copa amadurece e a planta realoca massa para tecidos de suporte. Já a LMR exibiu comportamento decrescente até sombreamento intermediário (~45–60%) e recuperação em sombra alta (70–80%), efeito que se acentua nas idades mais avançadas; no eixo temporal, houve queda até ~8–10 MAP, seguida de leve recuperação sob 80% no final do ciclo. Em conjunto, os resultados indicam que o sombreamento elevado reduz a eficiência de área relativa (LAR), enquanto a LMR responde plasticamente, minimizando-se em níveis intermediários de sombra (quando a planta maximiza expansão por unidade de massa) e recuperando-se em sombra alta.

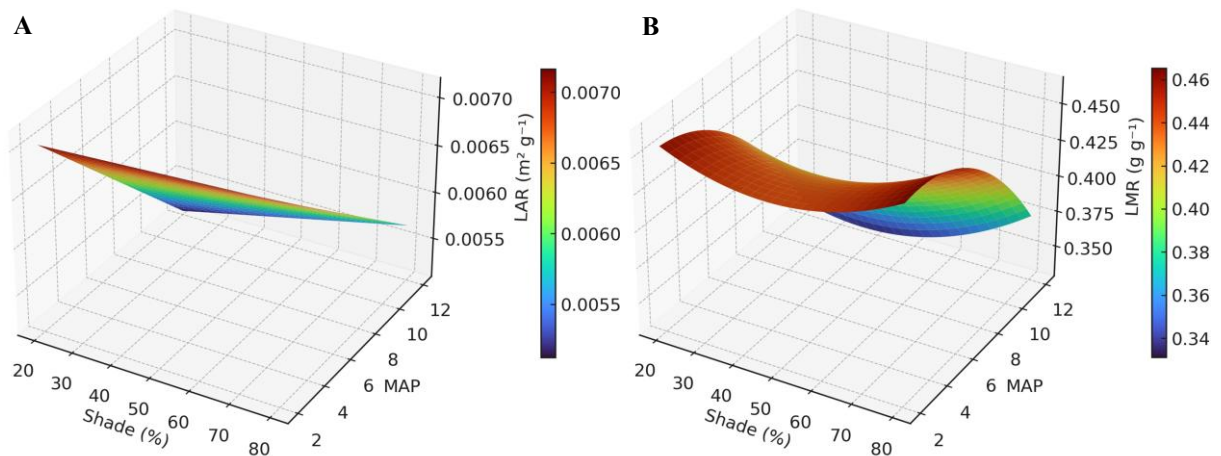


Figura 9. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após a repicagem (MAP, *months after pricking out*) para a razão de área foliar (LAR, A) e razão de massa foliar (LMR, B) de mudas de *E. precatoria* Mart. Rio Branco, AC, 2025.

$$\hat{Y}(\text{LAR}) = 0.007406 + 6.736\text{e-}07 \cdot S - 0.0002058 \cdot M + 7.167\text{e-}07 \cdot S \cdot M \quad R^2=0.62^{**}$$

$$\hat{Y}(\text{LMR}) = 0.488 - 0.002229 \cdot S + 0.00282 \cdot M + 4.71\text{e-}05 \cdot S \cdot M + 2.279\text{e-}05 \cdot S^2 - 0.001115 \cdot M^2 \quad R^2=0.65^{**}$$

3.4 QUALIDADE DAS MUDAS

A razão altura/diâmetro (H/D) refletiu o descompasso entre crescimento em altura e espessamento: aos 2 MAP o melhor nível foi 20% de sombreamento, mas a partir de 4 MAP o máximo passou a 80%, com aumento monotônico da H/D com a sombra e maior risco de estiolamento em alta redução de luz. A relação S/R também foi crescentemente favorável à parte aérea com o aumento do sombreamento (máximo em 80% em todos os MAP), indicando maior investimento na biomassa aérea sob limitação luminosa (Figura 10).

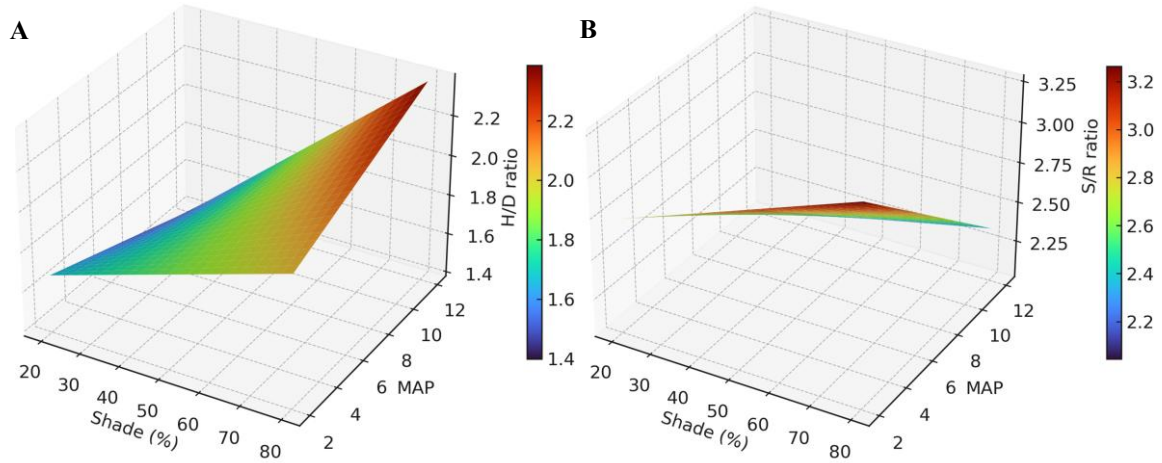


Figura 10. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após a repicagem (MAP, *months after pricking out*) para as relações altura/diâmetro (H/D ratio, A) e parte aérea/raiz (S/R ratio, B) de mudas de *E. precatoria* Mart. Rio Branco, AC, 2025.

$$\hat{Y} (H/D) = 1.639 + 0.004191 \cdot S - 0.04754 \cdot M + 0.001023 \cdot S \cdot M \quad R^2=0.41^{**}$$

$$\hat{Y} (S/R) = 0.488 - 0.002229 \cdot S + 0.00282 \cdot M + 4.71e-05 \cdot S \cdot M + 2.279e-05 \cdot S^2 - 0.001115 \cdot M^2 \quad R^2=0.65^{**}$$

O índice de qualidade de Dickson (DQI) das mudas aumentou com o tempo (impulso 6→12 MAP) e apresentou resposta côncava ao sombreamento com ótimos estáveis em ~45-50%. Durante o ciclo de produção, esse ponto de máximo variou moderadamente (~31-50%), com valores mais elevados próximos ao final (10 MAP) e discreto recuo entre 6-12 MAP, preservando a indicação de que sombreamento intermediário é ótimo para qualidade. O índice SPAD oscilou entre máximo em 80% (2, 6, 8 e 12 MAP) e ótimos interiores (~55% em 4 e 10 MAP), indicando suscetibilidade temporal do índice à combinação entre estrutura foliar e microclima (Figura 11).

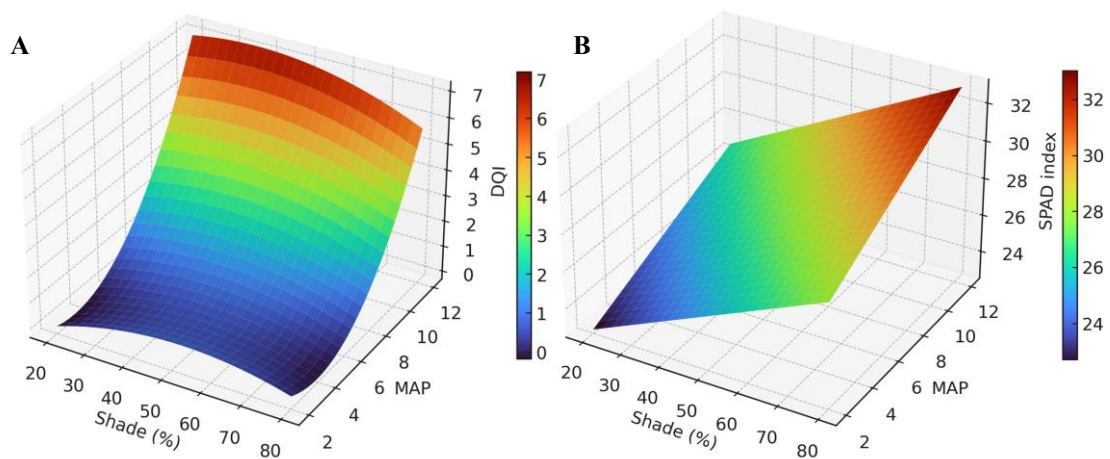


Figura 11. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após a repicagem (MAP, *months after pricking out*) para os índices de qualidade de Dickson (IQD, A) e SPAD (SPAD index, B) de mudas de *E. precatoria* Mart. Rio Branco, AC, 2025.

$$\hat{Y} (DQI) = -0.6618 + 0.08667 \cdot S - 0.5211 \cdot M - 0.002465 \cdot S \cdot M - 0.0007846 \cdot S^2 + 0.09084 \cdot M^2 \quad R^2=0.91^{**}$$

$$\hat{Y} (SPAD) = 20.18 + 0.08692 \cdot S + 0.3596 \cdot M + 0.001637 \cdot S \cdot M \quad R^2=0.28^*$$

3.5 ANÁLISE ALOMÉTRICA

As relações log-log reforçam a interpretação dinâmica dos ótimos por sombreamento. Em altura×diâmetro, a trajetória desloca-se para incrementos maiores em 50-65% ao longo do ciclo (especialmente 6→10 MAP), enquanto 80% produz ganhos de altura desproporcionais ao diâmetro, consistente com os máximos persistentes de altura em alta sombra e a tendência do diâmetro a migrar para menos sombra no fim. Em biomassa aérea×radicular, as trajetórias mantêm paralelismo entre níveis de sombra, com vantagem da parte aérea emergindo em 35-50% após 8 MAP, alinhando-se com os ótimos de biomassa total em faixa intermediária estável. Para matéria seca total×área foliar, as trajetórias mostram impulso foliar precoce (sob alto sombreamento) e impulso produtivo tardio (sob 35-55%), sustentando o padrão de ótimos de biomassa total praticamente invariantes nessa banda ao longo do tempo (Figura 12).

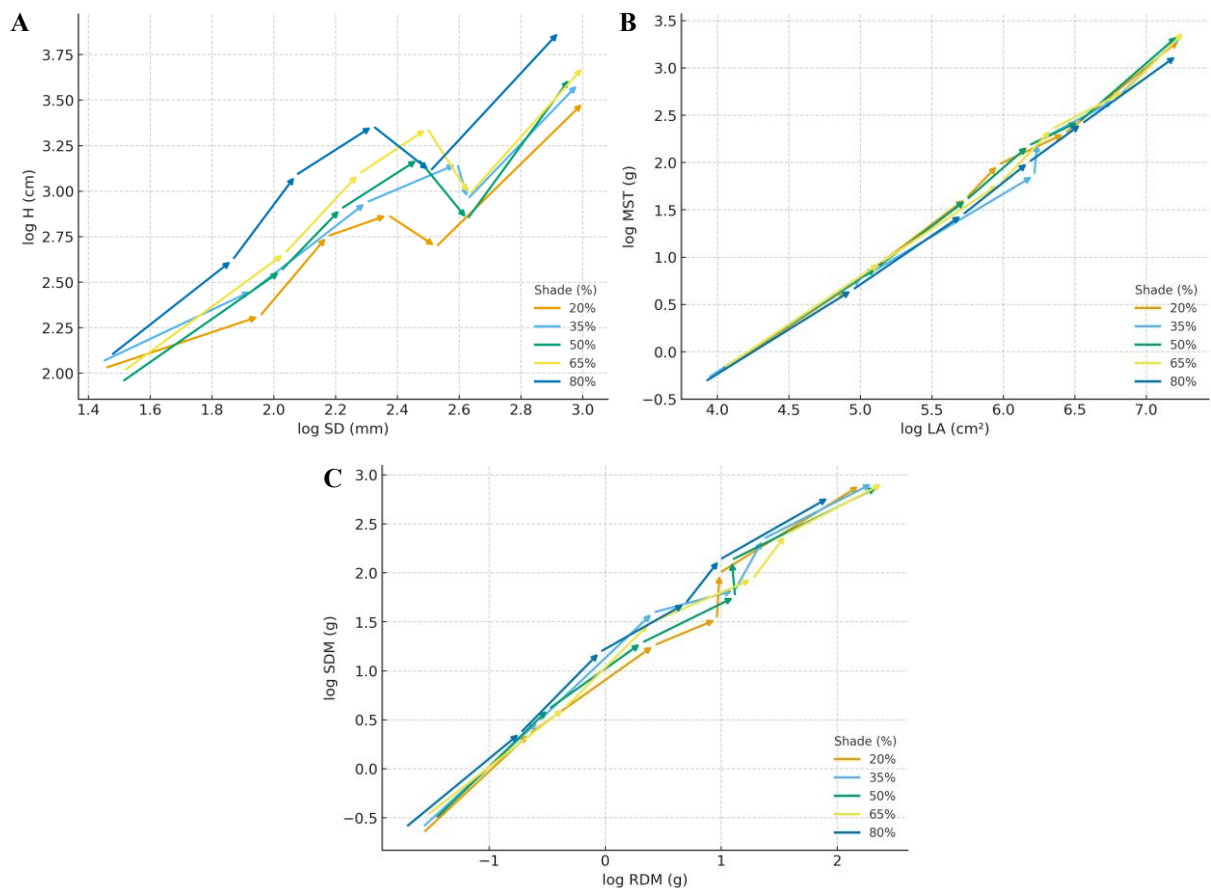


Figura 12. Trajetórias alométricas (log-log) para H×SD (A), SDM×RDM (B) e TDM×LA (C) de mudas de *E. precatoria* Mart., com setas 2→12 MAP por nível de sombra. Rio Branco, AC, 2025.

A figura 13 ilustra o contraste morfológico entre mudas de açaizeiro-solteiro (*Euterpe precatoria* Mart.) submetidas a diferentes níveis de sombreamento, avaliadas aos 4 e 12 meses após a repicagem (MAP). No painel superior, observam-se plantas aos 4 MAP, ainda jovens, de

menor porte, com poucas folhas e arquitetura compacta em sacos de polietileno. No painel inferior, aparecem plantas aos 12 MAP, com maior altura, alongamento evidente do estipe e copa formada por folhas compostas bem expandida, mantendo o mesmo tipo de recipiente.



Figura 13. Mudas de açazeiro-solteiro (*Euterpe precatoria* Mart.) sob diferentes níveis de sombreamento aos 4 (A) e 12 (B) meses após a repicagem.

4 DISCUSSÃO

4.1 RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS E SÍNDROME DE ESTIOLAMENTO

Os resultados evidenciam respostas típicas de plantas com características de tolerância à sombra, manifestando um conjunto coordenado de ajustes morfofisiológicos que otimizam a captação e utilização de luz em ambientes limitados. A resposta diferencial entre altura (monotônica crescente) e diâmetro (côncava com ótimo intermediário) configura a clássica síndrome de estiolamento, caracterizada por alongamento excessivo do caule e reduzido crescimento radial.

Estudos com espécies tropicais, particularmente palmeiras, têm documentado padrões similares de resposta ao sombreamento. Ma et al. (2015) demonstraram que 80 espécies de palmeiras (70% ocorrendo naturalmente em baixa luminosidade) desenvolveram evolutivamente alta eficiência de ganho de carbono líquido (C_{GEn}) como estratégia adaptativa para ambientes sombreados. Em *Euterpe edulis*, sombreamento de 50% manteve fotossíntese líquida e capacidade fotossintética máxima estáveis, enquanto plantas conseguiram ajustar demografia foliar e alocação de biomassa, com aumento de 100 dias na longevidade foliar sob menor luminosidade e redução na taxa de produção foliar.

Experimentos com palmeiras especialistas (*Chamaedorea tepejilote* e *Geonoma congesta*) e generalistas (*Geonoma cuneata* var. *cuneata* e *Chamaedorea pinnatifrons*) revelaram que características foliares funcionais variaram mais entre espécies do que com nutrientes do solo, enquanto alocação de biomassa e taxa de crescimento relativo foram determinadas por interações espécie-solo. Análises de características funcionais mostraram que *G. schottiana* é adaptada à sombra, enquanto *E. edulis* e *A. aculeatissimum* são generalistas de habitat.

O crescimento linear em altura sob sombreamento elevado caracteriza a síndrome de escape à sombra (*shade avoidance syndrome*), mediada principalmente pela percepção de baixas razões vermelho:vermelho distante (R:FR) que ativam cascatas de sinalização envolvendo fitocromos. A redução na razão R:FR ativa fitocromos que, em sua forma inativa (Pr), permitem a acumulação de fatores de transcrição PIF (*Phytochrome Interacting Factors*), especialmente PIF4 e PIF5, que promovem a expressão de genes relacionados ao alongamento celular e à síntese de auxinas (Leivar & Quail, 2011). Simultaneamente, a baixa fluência de luz azul reduz a atividade de criptocromos, liberando a inibição sobre o crescimento caulinar.

A regulação hormonal do estiolamento é orquestrada por uma rede complexa onde as auxinas desempenham papel central. A percepção de sombra pelos fitocromos inativos (Pr)

induz a expressão de genes de biossíntese de auxinas, particularmente *YUCCA* (*YUC2*, *YUC5*, *YUC8* e *YUC9*), resultando em aumento localizado dos níveis de ácido indol-3-acético (AIA) nos meristemas intercalares e ápices caulinares (Tao et al., 2008). Este incremento de auxina promove a expansão celular através da ativação de bombas de prótons da membrana plasmática (H^+ -ATPases), que acidificam a parede celular e ativam enzimas de afrouxamento como expansinas e xiloglucan-endotransglicosilases. A sinalização auxínica é amplificada pela interação com brassinosteróides (BRs) e giberelinas (GAs), que atuam sinergisticamente no controle do alongamento, enquanto citocininas exercem efeito inibitório através da antagonização da sinalização auxínica no câmbio vascular (Sakakibara, 2006).

A resposta quadrática do diâmetro, com ótimo na faixa intermediária de sombreamento, reflete o balanço entre disponibilidade de fotoassimilados para crescimento secundário e demanda estrutural. O crescimento radial depende da atividade cambial, que é altamente sensível à disponibilidade de carboidratos e reguladores hormonais (Plomion et al., 2001). Sob sombreamento excessivo, a limitação de fotoassimilados e a redução dos níveis de citocininas restringe a divisão celular no câmbio vascular, enquanto sob luz excessiva, podem ocorrer danos fotooxidativos que comprometem a eficiência fotossintética.

As consequências do estiolamento incluem redução da resistência mecânica devido ao menor desenvolvimento de tecidos de suporte, maior susceptibilidade a danos mecânicos, comprometimento do transporte de água e nutrientes devido ao menor desenvolvimento vascular, e redução da eficiência de uso da luz por unidade de biomassa investida (Ballaré, 2014). Este fenômeno representa uma resposta adaptativa de curto prazo que pode se tornar maladaptativa a longo prazo, especialmente quando as plantas são expostas a condições de maior luminosidade ou estresse mecânico.

4.2 ESTRATÉGIAS DE ALOCAÇÃO DE CARBONO E ARQUITETURA FOLIAR

A convergência das variáveis de biomassa para ótimos intermediários de sombreamento (44-56%) reflete o conceito de alocação ótima de recursos, onde a planta distribui carbono entre diferentes órgãos para maximizar o crescimento sob condições específicas de disponibilidade de recursos (Poorter & Nagel, 2000). Este padrão sugere que níveis intermediários de sombreamento representam condições onde tanto luz quanto outros recursos (nutrientes, água) podem atuar como co-limitantes, resultando em um equilíbrio ótimo entre interceptação luminosa e capacidade assimilatória.

Pesquisas com palmeiras neotropicais corroboram estes padrões. Collins et al. (2022) observaram que palmeiras especialistas tiveram maior performance quando cultivadas em solo

nativo, enquanto a sobrevivência de mudas foi relacionada à disponibilidade de água na estação seca. Em *Geonoma cuneata* e *Asterogyne martiana*, adultos de *A. martiana* apresentaram folhas mais longas, maior número de folhas por planta e maior área foliar total que *G. cuneata*, mas esta última apresentou maior eficiência de interceptação luminosa devido à menor proporção de folhas pendentes (Chazdon, 1986).

Estudos com *E. edulis* demonstraram que sob baixa luminosidade, ajustes na alocação de biomassa para componentes foliares permitiram reduzir o auto-sombreamento e aumentar a interceptação de luz, enquanto sob alta luminosidade, plantas alocaram mais biomassa para raízes. A ontogenia restringiu o tamanho máximo que cada folha consecutiva podia alcançar, enquanto a irradiância de crescimento determinou a taxa de produção foliar. Em *E. precatória*, crescimento caular sob sombra e sol diferiu significativamente, com plantas sombreadas apresentando menor diâmetro, mas crescimento em altura mantido.

A preferência da biomassa radicular por menores níveis de sombreamento (34-52%) está consistente com a teoria de alocação funcional, onde maior investimento em raízes ocorre quando a parte aérea possui capacidade fotossintética suficiente para sustentar o crescimento do sistema radicular. O padrão de alocação observado nas razões S:R (parte aérea:radicular) monotonicamente crescentes com o sombreamento confirma o modelo clássico de plasticidade aloacional, onde plantas sob limitação luminosa priorizam investimento em órgãos fotossintéticos em detrimento do sistema radicular. Esta resposta é mediada por mudanças nos níveis hormonais, particularmente na razão auxina:citocinina, que regula a partição de fotoassimilados entre parte aérea e raízes.

A área foliar específica (SLA) e as razões foliares (LAR, LMR) refletem ajustes coordenados na arquitetura da copa para otimizar a interceptação e uso da luz. O aumento de SLA sob sombreamento caracteriza folhas mais finas, com menor densidade de tecido e maior área por unidade de massa, maximizando a captação de luz com menor investimento em carbono (Poorter et al., 2009). A resposta das razões foliares (máximos consistentes em 80% de sombreamento) evidencia a estratégia de maximizar a área fotossintética relativa sob limitação luminosa, envolvendo mudanças anatômicas como redução do mesófilo esponjoso, menor desenvolvimento de tecidos vasculares e de suporte, redução na espessura da cutícula, e maior proporção de clorofila bem relação à clorofila a, otimizando a captação de luz difusa de menor qualidade.

Cavaleri et al. (2008) encontraram que 12 espécies de palmeiras em floresta tropical madura possuíam respiração noturna significativamente menor que outros grupos funcionais como árvores e lianas. Chazdon (1986) relatou que palmeiras de sub-bosque frequentemente

aproveitaram oportunisticamente clareiras florestais e manchas de sol para aumentar o potencial de ganho de carbono. As palmeiras possuem características únicas - não têm câmbio para crescimento secundário, geralmente não se ramificam, e têm número limitado de folhas grandes - exigindo características foliares que maximizem resistência a agentes bióticos e abióticos.

Ma et al. (2015) demonstraram que palmeiras possuem consistentemente maior CGEn que espécies dicotiledôneas, alcançada através de respiração noturna reduzida e concentração foliar de fósforo relativamente alta. A alta CGEn permite que palmeiras invistam fração considerável de carbono na construção de folhas resistentes e grandes para reduzir perdas por herbivoria e danos mecânicos. Análises filogenéticas revelaram evolução convergente para alta CGEn em palmeiras, estratégia evolutiva que permite melhor adaptação a ambientes sombreados que espécies dicotiledôneas coexistentes.

A variabilidade temporal da taxa assimilatória líquida (NAR) com ótimos móveis reflete mudanças ontogenéticas na eficiência fotossintética e na distribuição de luz dentro da copa. Sob sombreamento intermediário, folhas desenvolvem características anatômicas e fisiológicas que otimizam tanto a captação quanto o uso eficiente da luz disponível, incluindo maior densidade de cloroplastos por unidade de área, otimização da arquitetura dos tilacóides e ajustes nas proporções dos complexos fotossintéticos (Evans & Poorter, 2001).

4.3 DINÂMICA ONTOGENÉTICA E PLASTICIDADE FENOTÍPICA

A migração do ótimo de taxa de crescimento absoluto (AGR) de sombreamento moderado para baixo ao longo do desenvolvimento reflete mudanças fundamentais na economia de carbono da planta. Em estágios juvenis, o crescimento absoluto pode ser sustentado mesmo sob sombreamento moderado devido ao menor custo respiratório de manutenção. Com o avanço da idade, o aumento da biomassa não-fotossintética (caules, raízes) eleva os custos respiratórios, demandando maior disponibilidade de luz para manter taxas elevadas de crescimento absoluto (LAMBERS et al., 2008).

A instabilidade da taxa de crescimento relativo (RGR) em resposta ao sombreamento ao longo do desenvolvimento ilustra a natureza composta desta variável, que integra eficiência fotossintética (NAR), investimento em área foliar (LAR) e alocação de biomassa foliar (LMR) (REES et al., 2010; POORTER; GARNIER, 2007). A variabilidade observada sugere que diferentes componentes da RGR respondem diferentemente ao sombreamento conforme a planta desenvolve maior complexidade estrutural e fisiológica.

Os padrões observados caracterizam uma estratégia de tolerância à sombra do tipo “plastic shade tolerance”, onde a planta mantém capacidade de crescimento sob sombreamento

através de ajustes morfofisiológicos, mas não apresenta adaptações extremas para ambientes de sombra profunda (VALLADARES; NIINEMETS, 2008). Esta classificação é suportada pela manutenção de crescimento positivo mesmo sob sombreamento severo, capacidade de ajustar características foliares e de alocação, resposta plástica das taxas de crescimento, e ótimos intermediários para a maioria das variáveis de performance.

Estudos com 13 espécies arbóreas tropicais na Ilha Barro Colorado demonstraram que espécies com maiores taxas de mortalidade de mudas no primeiro ano de sombra apresentaram maiores taxas de crescimento relativo desde a germinação até 2 meses tanto ao sol (23% de luz total) quanto na sombra (2%) (KITAJIMA, 1994). Espécies intolerantes à sombra apresentaram menores razões raiz:parte aérea, maior massa foliar por unidade de área, e maiores razões de área foliar (LAR) que espécies tolerantes à sombra. Características de trocas gasosas foliares não se relacionaram com taxas de mortalidade na sombra, indicando que sobrevivência não dependeu de maiores taxas de fotossíntese líquida ou acumulação de biomassa na sombra.

Pesquisas recentes com espécies tropicais revelaram trade-offs entre tolerância à sombra e seca, onde espécies que performaram melhor na sombra tenderam a ter pior desempenho sob seca (NIINEMETS; VALLADARES, 2006; KUPERS et al., 2019). Estudos com palmeiras especialistas versus generalistas confirmaram que sobrevivência de mudas foi relacionada à precipitação da estação seca, enquanto nutrientes do solo influenciaram alocação de biomassa (COLLINS et al., 2022). *Geonoma schottiana*, identificada como espécie adaptada à sombra, teve crescimento populacional estável em fragmentos grandes mas declínio em fragmentos menores, enquanto *Euterpe edulis* e *Astrocaryum aculeatissimum*, generalistas de habitat, mostraram padrões demográficos distintos (PORTELA; PIRES; SANTOS, 2014).

A plasticidade fenotípica observada, especialmente os ótimos móveis de diferentes variáveis ao longo do desenvolvimento, representa uma vantagem adaptativa em ambientes com variabilidade temporal na disponibilidade de luz, comum em florestas tropicais onde clareiras se abrem e fecham dinamicamente (CHAZDON; PEARCY, 1991). Esta capacidade de ajustar continuamente a morfologia e fisiologia em resposta às condições locais de luz representa uma estratégia evolutivamente estável em ecossistemas florestais onde a disponibilidade de luz varia dramaticamente e imprevisivelmente (VALLADARES et al., 2007; NICOTRA et al., 2010).

4.4 TRADE-OFFS ECOFISIOLÓGICOS E IMPLICAÇÕES SILVICULTURAIS

O conjunto de respostas observadas ilustra trade-offs fundamentais na economia de recursos vegetais, conforme revisado quantitativamente na literatura (POORTER; NAGEL,

2000; POORTER et al., 2012). O crescimento em altura sob sombreamento representa um trade-off entre maximização da interceptação luminosa versus resistência mecânica, enquanto a redução do investimento em raízes sob sombra configura um trade-off entre captação de luz versus aquisição de nutrientes e água. A qualidade das mudas (DQI) com ótimos intermediários reflete o equilíbrio entre estes trade-offs, onde sombreamento moderado (45–50%) permite crescimento balanceado sem comprometer excessivamente qualquer função específica (DICKSON et al., 1960).

A razão altura/diâmetro (H:D) evidenciou mudança ontogenética crítica, com ótimo em baixa sombra aos 2 MAP, migrando para alta sombra a partir dos 4 MAP. Esta transição indica que o risco de estiolamento se estabelece precocemente e se intensifica com a idade, sugerindo que estratégias de manejo do sombreamento devem considerar ajustes temporais para evitar a produção de mudas desbalanceadas. A relação parte aérea/radicular (S:R) consistentemente máxima sob alta sombra confirma o padrão clássico de maior alocação para parte aérea sob limitação luminosa, reforçando a importância de considerar o desenvolvimento do sistema radicular no manejo do sombreamento (POORTER; NAGEL, 2000; POORTER et al., 2012).

Esta interpretação tem implicações práticas importantes para a produção de mudas destinadas a diferentes ambientes. O sombreamento intermediário (45–55%) emerge como estratégia geral para produção de mudas de qualidade, produzindo plantas mais versáteis e adaptáveis com melhor equilíbrio entre crescimento em altura e diâmetro, adequada relação entre biomassa aérea e radicular, e maior resistência a estresses abióticos. Os ótimos intermediários observados para múltiplas variáveis sugerem que pressões seletivas conflitantes resultaram na evolução de fenótipos “generalisticamente ótimos” que performam adequadamente em uma ampla faixa de condições luminosas, ao invés de especialização extrema para condições específicas (GRIME, 1977; VALLADARES et al., 2007).

Trabalhos com palmeiras comerciais como *Chamaedorea elegans* (palmeira-camedórea) confirmam a tolerância a baixos níveis de luminosidade e umidade, preferindo luminosidade média a alta e luz indireta brilhante (HODEL, 1992; CABI, 2023). Esta espécie, nativa de florestas tropicais do México e Guatemala, desenvolveu adaptações para crescer no sub-bosque, incluindo tolerância a baixa luz e capacidade de fotossintetizar eficientemente sob condições limitadas. Estudos de propagação com 21 espécies de palmeiras na Costa Rica mostraram disponibilidade de frutos durante todo o ano, com coleta de sementes facilitada para espécies comuns a abundantes, embora limitada por baixa produção de frutos, maturação assincrônica e consumo rápido pela fauna local (LEY-LÓPEZ; AVALOS, 2017).

Modelos alométricos desenvolvidos para sete espécies abundantes de palmeiras neotropicais, incluindo espécies de dossel (*Socratea exorrhiza* e *Iriartea deltoidea*), sub-dossel (*Euterpe precatoria*), e sub-bosque (*Asterogyne martiana*, *Prestoea decurrens*, *Geonoma interrupta* e *Chamaedorea tepejilote*), demonstram a importância de compreender alometria específica de grupos funcionais como palmeiras para melhorar estimativas de estoques de carbono em florestas tropicais (AVALOS; CAMBRONERO; ÁLVAREZ-VERGNANI, 2022). As diferenças alométricas afetam a diversidade funcional das espécies, com palmeiras mostrando padrões distintos de alocação de biomassa comparados a árvores dicotiledôneas.

5 CONCLUSÕES

O sombreamento intermediário ($\approx 45\text{--}55\%$) otimiza, ao longo do ciclo, o crescimento e qualidade de mudas de *E. precatoria*. No manejo adequado, H/SD e S/R funcionam como indicadores-sentinela: ajuste a luz para conter estiolamento e assegurar desenvolvimento radicular compatível com o pós-plantio.

Os resultados fortalecem o Target Plant Concept para palmeiras amazônicas. Protocolos de luz orientados ao sítio e à ontogenia superam abordagens fixas e oferecem base prática para viveiros voltados à restauração e a SAFs.

REFERÊNCIAS

- AGRITEMPO. **Sistema de Monitoramento Agrometeorológico**. Brasília: Ministério da Agricultura e Pecuária; Embrapa, 2025. Disponível em: <https://www.agritempo.agro.gov.br>. Acesso em: 18 set. 2025.
- ALMEIDA, U. O.; ANDRADE NETO, R. C.; LUNZ, A. M. P. et al. Environment and slow-release fertilizer in the production of *Euterpe precatoria* seedlings. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 48, n. 4, p. 382–389, 2018.
- ARAGÃO, L. E. O. C.; ANDERSON, L. O.; FONSECA, M. G. et al. 21st-century drought-related fires counteract the decline of Amazon deforestation carbon emissions. **Nature Communications**, v. 9, 536, 2018.
- ARAÚJO, J. M.; ANDRADE NETO, R. C.; OLIVEIRA, J. R. et al. Shading and slow-release fertilizer effects on the growth characteristics of assai seedlings (*Euterpe oleracea*). **Floresta e Ambiente**, v. 26, n. 3, e20180019, 2019.
- AVALOS, G.; CAMBRONERO, M.; ÁLVAREZ-VERGNANI, C. Allometric models to estimate carbon content in Arecaceae based on seven species of Neotropical palms. **Frontiers in Forests and Global Change**, v. 5, 2022.
- BALLARÉ, C. L. Light regulation of plant defense. **Annual Review of Plant Biology**, v. 65, p. 335–363, 2014.
- CABI. **Chamaedorea elegans (parlour palm)**. Invasive Species Compendium. Wallingford: CABI, 2023. Disponível em: <https://www.cabi.org/isc/datasheet/108104>.
- CAVALERI, M. A.; OBERBAUER, S. F.; RYAN, M. G. Foliar and ecosystem respiration in an old-growth tropical rain forest. **Plant, Cell & Environment**, v. 31, p. 473–483, 2008.
- CHAZDON, R. L. Light variation and carbon gain in rain forest understory palms. **Journal of Ecology**, v. 74, n. 4, p. 995–1012, 1986.
- CHAZDON, R. L.; PEARCY, R. W. The importance of sunflecks for forest understory plants. **BioScience**, v. 41, n. 11, p. 760–766, 1991.
- COLLINS, C. G. et al. Palm species traits determine soil nutrient effects on seedling biomass allocation and survival in a tropical forest. **Frontiers in Forests and Global Change**, v. 5, 2022.
- DICKSON, A.; LEAF, A. L.; HOSNER, J. F. Quality appraisal of white spruce and white pine seedling stock in nurseries. **The Forestry Chronicle**, v. 36, n. 1, p. 10–13, 1960.
- EVANS, J. R.; POORTER, H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the role of specific leaf area and nitrogen partitioning. **Plant, Cell & Environment**, v. 24, p. 755–767, 2001.
- FLORES, B. M.; MONTROYA, E.; SAKSCHEWSKI, B. et al. Critical transitions in the Amazon forest system. **Nature**, v. 626, n. 7999, p. 555–564, 2024.

GLOBAL FOREST WATCH (GFW). **Brazil Country Profile / Dashboard**. 2025. Disponível em: <https://www.globalforestwatch.org>. Acesso em: 18 set. 2025.

GONÇALVES, D. S. A.; GARCIA, L. C.; BRANCALION, P. H. S. et al. Seeding the Pantanal: orchestrating research to overcome restoration barriers in the world's largest tropical wetland. **Restoration Ecology**, v. 32, e14148, 2024.

GRIME, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **The American Naturalist**, v. 111, n. 982, p. 1169–1194, 1977.

HODEL, D. R. **Chamaedorea palms: the species and their cultivation**. Lawrence: Allen Press, 1992.

INPE. **Estimativa (agosto/2023–julho/2024): 6.288 km² de desmatamento na Amazônia Legal**. São José dos Campos: INPE/MCTI, PRODES, 2025.

KABIR, M. Y.; NAMBEESAN, S. U.; DÍAZ-PÉREZ, J. C. Shade nets improve vegetable performance. **Scientia Horticulturae**, v. 334, 113326, 2024.

KITAJIMA, K. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. **Oecologia**, v. 98, p. 419–428, 1994.

KUPERS, S. J. et al. Performance of tropical forest seedlings under shade and drought: an interspecific trade-off in demographic responses. **Scientific Reports**, v. 9, 18784, 2019.

LAMBERS, H.; CHAPIN III, F. S.; PONS, T. L. **Plant physiological ecology**. 2. ed. New York: Springer, 2008.

LAPOLA, D. M.; AKKERMAN, N.; PEREIRA, E. J. A. L. et al. The drivers and impacts of Amazon forest degradation. **Science**, v. 379, n. 6630, eabp8622, 2023.

LEIVAR, P.; QUAIL, P. H. PIFs: pivotal components in a cellular signaling hub. **Trends in Plant Science**, v. 16, n. 1, p. 19–28, 2011.

LEY-LÓPEZ, J. M.; AVALOS, G. Propagation of the palm flora in a lowland tropical rain forest in Costa Rica: fruit collection and germination patterns. **Tropical Conservation Science**, v. 10, p. 1–18, 2017.

MA, R. Y.; ZHANG, J. L.; CAVALERI, M. A. et al. High net carbon gain efficiency contributes to shade tolerance of palms. **PLoS One**, v. 10, e0140384, 2015.

MATRICARDI, E. A. T.; SKOLE, D. L.; PEDLOWSKI, M. A. et al. Long-term forest degradation surpasses deforestation in the Brazilian Amazon. **Science**, v. 369, n. 6509, p. 1378–1382, 2020.

NGUYEN, G. N.; LANTZKE, N.; VAN BURGEL, A. Effects of shade nets on microclimate, growth and yield of eggplant. **Horticulturae**, v. 8, n. 8, 696, 2022.

NICOTRA, A. B. et al. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. **Trends in Plant Science**, v. 15, n. 12, p. 684–692, 2010.

- NIINEMETS, Ü.; VALLADARES, F. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. **Ecological Monographs**, v. 76, n. 4, p. 521–547, 2006.
- NOGUEIRA, S. R.; SILVA, I. M. da; MACEDO, P. E. F. de; LUNZ, A. M. P.; ANDRADE NETO, R. C. **Controle de antracnose em açaí-solteiro (*Euterpe precatoria*) no Acre**. Rio Branco, AC: Embrapa Acre, 2018. 6 p. (Comunicado Técnico, 197).
- PLOMION, C.; LEPROVOST, G.; STOKES, A. Wood formation in trees. **Plant Physiology**, v. 127, p. 1513–1523, 2001.
- POORTER, H.; GARNIER, E. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. In: PUGNAIRE, F. I.; VALLADARES, F. (Eds.). **Functional plant ecology**. 2. ed. Boca Raton: CRC Press, 2007. p. 67–100.
- POORTER, H.; NAGEL, O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 27, p. 595–607, 2000.
- POORTER, H.; NIINEMETS, Ü.; POORTER, L.; WRIGHT, I. J.; VILLAR, R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New Phytologist**, v. 182, p. 565–588, 2009.
- POORTER, H. et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist**, v. 193, n. 1, p. 30–50, 2012.
- PORTELA, R. C.; PIRES, A. S.; SANTOS, F. A. M. Demographic structure and population dynamics of three palm species in fragmented Atlantic forest of southeastern Brazil. **Revista de Biología Tropical**, v. 62, n. 1, p. 347–358, 2014.
- REES, M. et al. Partitioning the components of relative growth rate: how important is plant size variation? **The American Naturalist**, v. 176, n. 6, p. E152–E161, 2010.
- ROCHA, S. Y. N. da; FERREIRA, M. J.; CLEMENT, C. R. et al. Systematic review of the state of knowledge about açaí-do-Amazonas (*Euterpe precatoria* Mart., Arecaceae). **Plants**, v. 14, n. 15, p. 2439, 2025.
- SAKAKIBARA, H. Cytokinins: activity, biosynthesis and translocation. **Annual Review of Plant Biology**, v. 57, p. 431–449, 2006.
- SILVEIRA, J. T. da; ROSA, A. P. C. da; MORAIS, M. G. de et al. An integrative review of açaí (*Euterpe oleracea* and *Euterpe precatoria*). **Food Research International**, v. 173, 113304, 2023.
- TAO, Y.; FERRER, J.-L.; LJUNG, K. et al. Rapid synthesis of auxin via a new tryptophan-dependent pathway is required for shade avoidance in Arabidopsis. **Cell**, v. 133, p. 164–176, 2008.
- TEIXEIRA, B.; TEIXEIRA, G.; DARNET, E. et al. A review of the genus *Euterpe*: botanical and genetic aspects of açaí, the purple gold of the Amazon. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 208, n. 1, p. 1–13, 2025.

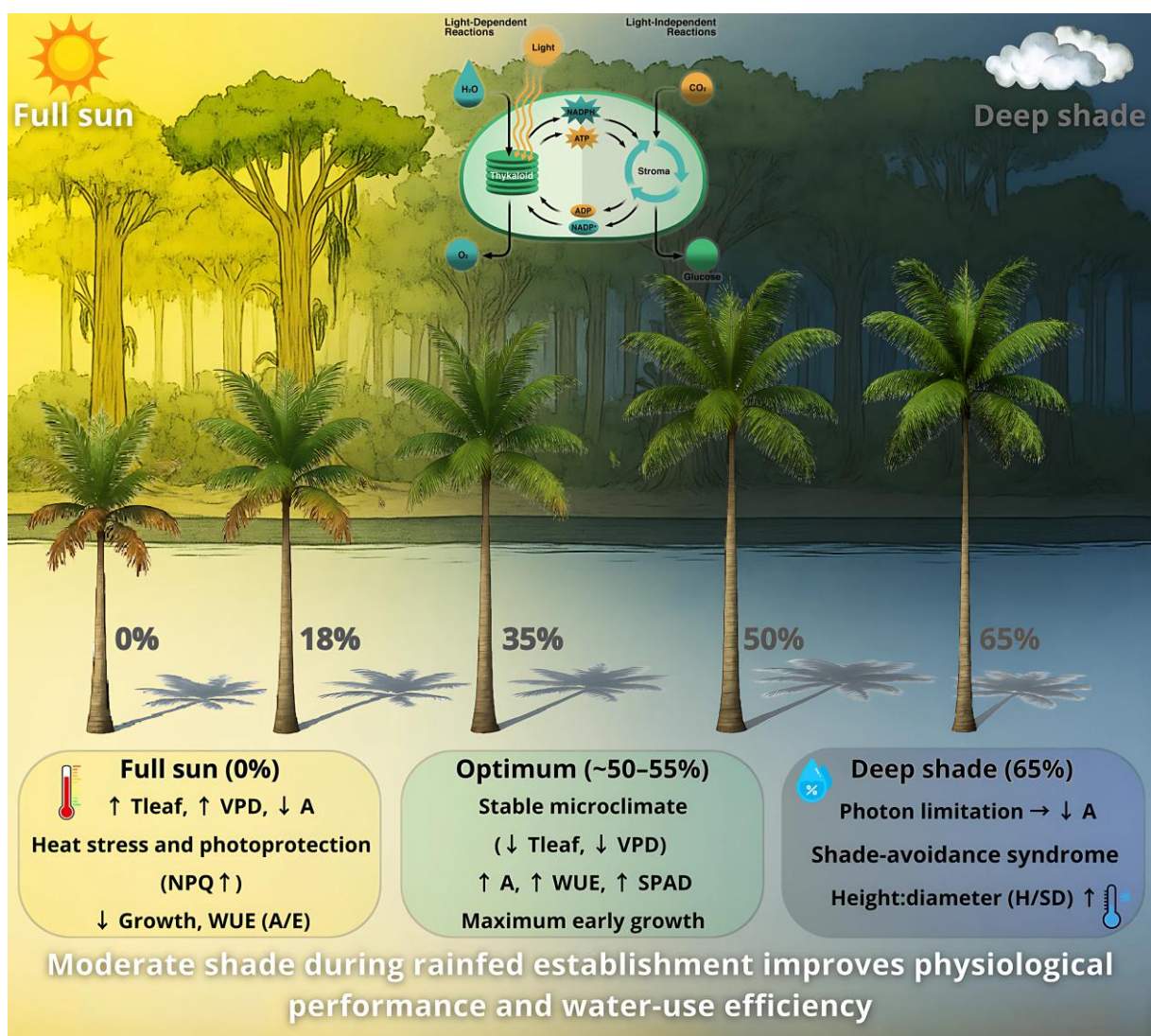
VALLADARES, F.; GIANOLI, E.; GÓMEZ, J. M. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. **New Phytologist**, v. 176, n. 4, p. 749–763, 2007.

VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü. Shade tolerance: a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 39, p. 237–257, 2008.

ZHANG, Q.; BI, G.; LI, T. et al. Color shade nets affect growth and seasonal leaf quality of *Camellia sinensis* in Mississippi, USA. **Frontiers in Nutrition**, v. 9, 786421, 2022.

CAPÍTULO III

DO SOMBREAMENTO À PLENA LUZ: PLASTICIDADE MORFOFISIOLÓGICA E RESPOSTA PÓS-SOMBRA DE *Euterpe precatoria* EM CONDIÇÕES DE SEQUEIRO NO SUDOESTE DA AMAZÔNIA



DO SOMBREAMENTO À PLENA LUZ: PLASTICIDADE MORFOFISIOLÓGICA E RESPOSTA PÓS-SOMBRA DE *Euterpe precatoria* EM CONDIÇÕES DE SEQUEIRO NO SUDOESTE DA AMAZÔNIA

Cleyton Silva de Araújo

Resumo

Euterpe precatoria, palmeira-chave da Amazônia Ocidental, reúne valor ecológico e econômico, sendo promissora para restauração e SAFs. Este estudo quantifica como gradientes de sombreamento modulam o estabelecimento e o crescimento em campo nos três primeiros anos e caracteriza a “liberação por clareira” após a retirada das telas. Em Rio Branco–AC (2021–2025), adotam-se cinco níveis de luz (0, 18, 35, 50, 65%), delineamento em blocos e mensurações bimestrais/semestrais de arquitetura (altura, diâmetro do colo e da copa, número de folhas e traços foliares), além de trocas gasosas com IRGA (A , g_s , E , C_i) e índices integrados ($EiUA$, EiC). A análise emprega Modelos Lineares Mistos (efeitos fixos/aleatórios; seleção por AIC/BIC), superfícies de resposta tempo $\times$ sombra, ANCOVA para o pós-sombra (36 $\rightarrow$ 48 MAP), diferença-em-diferenças, modelos segmentados e Análise Fatorial Exploratória. A influência climática é incorporada agregando precipitação e temperatura nas janelas de 60 dias e semestres. As trajetórias indicam janela ótima sob sombreamento intermediário (≈ 35 –50%) para desempenho morfofisiológico e qualidade, estiolamento sob sombra elevada e ganhos de robustez e copa após a retirada gradual do sombreamento (“gap release”). Precipitação e temperatura amplificam incrementos, sobretudo sob sombreamento moderado. O trabalho integra mecanismos ecofisiológicos e modelagem longitudinal para propor diretrizes operacionais de manejo de luz em plantios comerciais e restauração com *E. precatoria* no Acre.

Palavras-chave: Açaizeiro-solteiro; Crescimento em campo; Ecofisiologia de palmeiras; Liberação por clareira; Restauração ecológica.

1 INTRODUÇÃO

O açazeiro-solteiro (*Euterpe precatoria* Mart.), palmeira nativa da Amazônia Ocidental, tem ganhado destaque nos cenários nacional e internacional por sua dupla funcionalidade: relevância ecológica — ao integrar ações de restauração em terras firmes e prover serviços ecossistêmicos — e valor econômico nas cadeias de fruto e polpa (Chazdon; Guariguata, 2016; Nunes *et al.*, 2020; Silveira *et al.*, 2023; Yamaguchi *et al.*, 2015; Paniagua-Zambrana; Bussmann; Macía, 2017; Rocha *et al.*, 2025; IBGE, 2025). Esse conjunto de atributos posiciona a espécie como aliada estratégica para iniciativas que conciliam conservação, geração de renda e resiliência socioecológica em paisagens amazônicas em processo de recomposição.

Diferentemente de *E. oleracea*, típica de ambientes alagáveis do estuário amazônico, *E. precatoria* apresenta história de vida associada ao sub-bosque e a regimes intermediários de luminosidade, revelando plasticidade morfofisiológica que favorece o estabelecimento sob sombreamento moderado e respostas de “liberação” quando a irradiância aumenta, especialmente após aberturas naturais ou manejadas do dossel (Poorter, 1999; Brum; Souza, 2020; Silva; Lauterjung; Reis, 2020; Avalos, 2016; Gjindali & Johnson, 2023). Evidências populacionais indicam que o gradiente luminoso atua como modulador primário da estrutura etária e do desempenho da espécie, em interação com outros fatores ambientais, com implicações diretas para manejo e conservação na Amazônia central e ocidental (Brum *et al.*, 2020; Avalos, 2016).

Do ponto de vista ecofisiológico, duas vias complementares explicam o sucesso da espécie sob condições de baixa luminosidade. A primeira envolve evitação de sombra (Shade Avoidance Syndrome - SAS), caracterizada por ajustes dinâmicos de forma e postura foliar mediados por complexos sinais foto-hormonais que otimizam a interceptação luminosa. A segunda refere-se à tolerância à sombra, que maximiza o ganho líquido de carbono em ambientes de irradiância reduzida através de modificações na composição de pigmentos fotossintéticos e ajustes na bioquímica do aparato fotoquímico (Gjindali & Johnson, 2023; Han *et al.*, 2024).

Estudos em palmeiras neotropicais cultivadas em sistemas agroflorestais convergem para a hipótese de melhor desempenho sob luz intermediária, sustentando a existência de uma janela ótima de sombreamento para o estabelecimento de *E. precatoria* (Avalos, 2016). Nesse sentido, *E. precatoria* configura um modelo oportuno para compreender mecanismos de aclimação luminosa em palmeiras tropicais e orientar práticas de manejo em restauração e

sistemas agroflorestais (Han *et al.*, 2024; Su *et al.*, 2024; Krüger *et al.*, 2024; Augspurger; Salk, 2024).

Transições abruptas de luz, como a retirada de telas de sombreamento ou a formação natural de clareiras florestais, frequentemente desencadeiam um período de aclimação dinâmica. Este processo é caracterizado por uma queda transitória de desempenho, associada a riscos de fotoinibição e estresse hídrico, seguida de ajustes fotoquímicos, anatômicos e estomáticos que culminam em elevação da capacidade assimilatória e do potencial de crescimento. Em ambientes florestais, muitas espécies sincronizam eventos fenológicos à dinâmica do dossel, evidenciando plasticidade temporal e caracterizando o fenômeno de "liberação por clareira" (*gap release*) (Gjindali & Johnson, 2023; Su *et al.*, 2024; Krüger *et al.*, 2024; Augspurger; Salk, 2024).

Apesar deste robusto arcabouço conceitual, permanecem lacunas críticas no conhecimento aplicado que limitam a otimização do manejo de *E. precatoria*. Especificamente, faltam estudos em condições de campo que quantifiquem a curvatura das respostas de crescimento e estimem pontos ótimos ao longo de gradientes de sombreamento durante os anos iniciais de estabelecimento, e que descrevam longitudinalmente a resposta pós-sombreamento análoga à liberação por clareira, caracterizando sua magnitude e dinâmica temporal.

Dessa forma, o presente trabalho teve como objetivo quantificar como gradientes de sombreamento modulam a morfofisiologia de estabelecimento e o crescimento de *Euterpe precatoria* nos três primeiros anos em campo e, em seguida, caracterizar a dinâmica pós-sombra (liberação por clareira) no período subsequente sem sombreamento. Ao empregar modelagem longitudinal e previsões ao longo do tempo, o presente estudo sintetiza trajetórias sob e após sombra e oferece recomendações operacionais para o manejo de luz em monocultivos e arranjos agroflorestais, apoiando decisões de implantação, mitigação de riscos e ganhos de eficiência produtiva no Acre.

2 MATERIAL E METÓDOS

2.1 LOCALIZAÇÃO E CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO

O experimento foi conduzido entre janeiro de 2021 e janeiro de 2025 no campo experimental da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa Acre), localizado na rodovia BR-364, km 14, no município de Rio Branco, estado do Acre, Brasil, a ~160 m acima do nível do mar (a.n.m.), e nas coordenadas geográficas aproximadas 10°01'35,2" S, 67°42'23,8" O (Figura 1). O estado do Acre situa-se na Amazônia Legal brasileira, que abrange aproximadamente 5,2 milhões de km² e representa cerca de 61% do território nacional. O estado faz fronteira com o Peru e a Bolívia e ocupa uma área de 164.123 km² (IBGE, 2025).

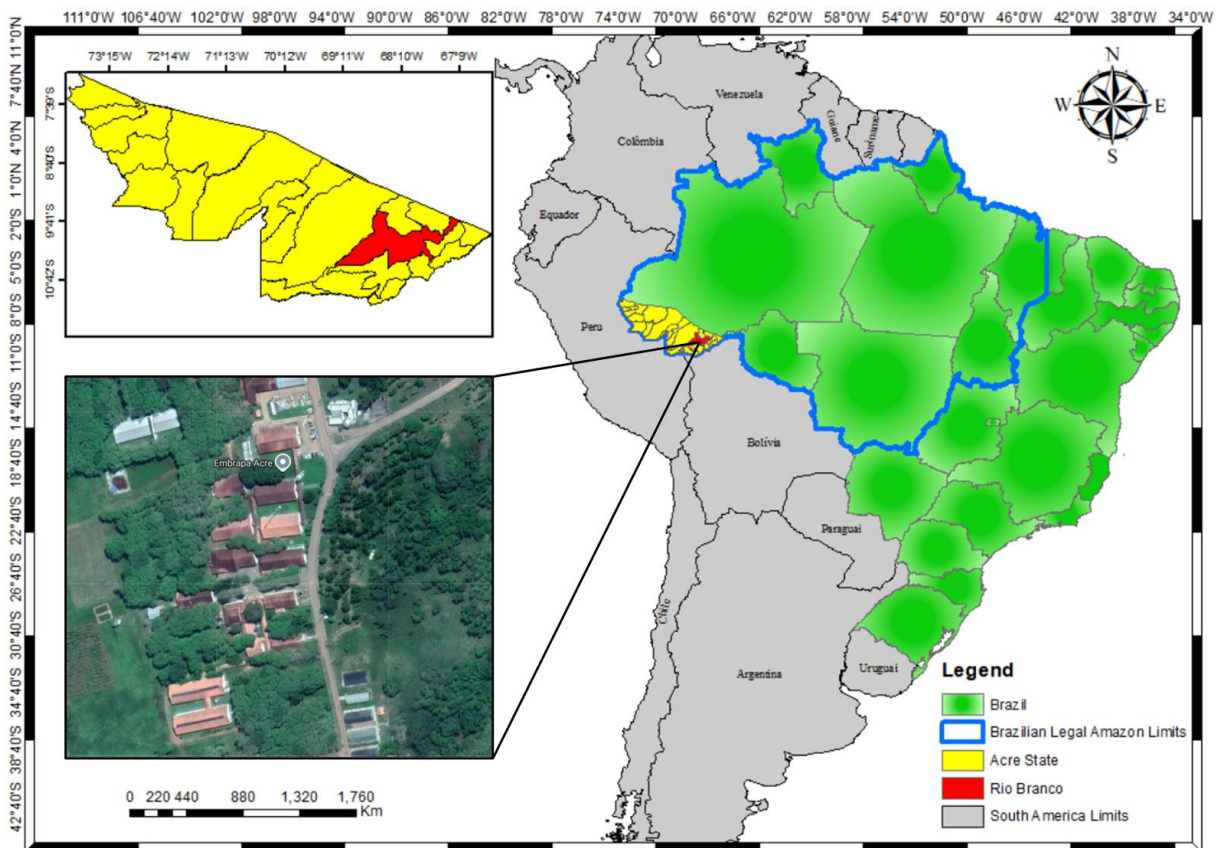


Figura 1. Localização da área experimental na Amazônia Legal brasileira, estado do Acre, município de Rio Branco.

A estação de pesquisa situa-se Amazônia Ocidental, com clima tropical úmido (Köppen, Am), com estação chuvosa de outubro a abril e período seco pronunciado de maio a meados de setembro; a umidade relativa média é de 84%, a temperatura média anual é de 26,2 °C, e a precipitação anual média de 1.643 mm ano⁻¹, variando de 1.237 a 1.980 mm no período de condução do experimento (Figura 2).

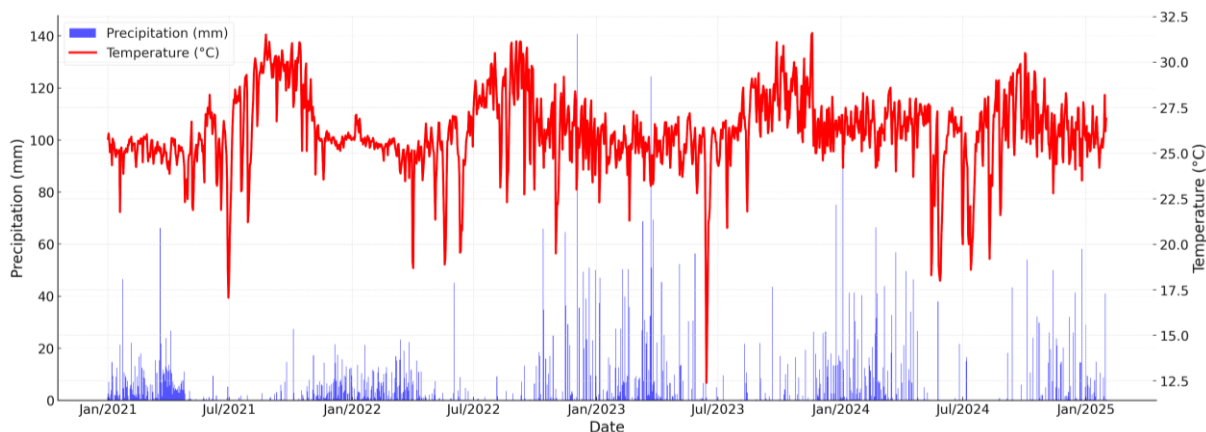


Figura 2. Variação diária da precipitação (barras azuis) e da temperatura média do ar (linha vermelha) no período de janeiro de 2021 a janeiro de 2022, no município de Rio Branco, Acre. Fonte: INMET, 2025.

O solo da área experimental foi classificado como Argissolo Vermelho. Antes da instalação do experimento, foram realizadas análises químicas de fertilidade do solo a 0–20 cm de profundidade, com os seguintes resultados médios: pH em H₂O = 6,18; Ca = 2,81 cmolc dm⁻³; Mg = 0,93 cmolc dm⁻³; K = 0,37 cmolc dm⁻³; H+Al = 2,71 cmolc dm⁻³; P = 6,1 mg dm⁻³; soma de bases (SB) = 4,11 cmolc dm⁻³; capacidade de troca catiônica (CTC) a pH 7 = 6,82 cmolc dm⁻³; saturação por bases (V) = 60,26%; matéria orgânica = 16,58 g kg⁻¹.

2.2 MATERIAL PROPAGATIVO E PREPARO DA ÁREA

Foram utilizadas mudas de *E. precatoria* com 12 meses de idade, provenientes de viveiro com 70% de sombreamento. No momento do plantio, essas mudas apresentavam altura média de $35,3 \pm 8,1$ cm, diâmetro do colo de $11,9 \pm 2,1$ mm, diâmetro de copa de $53,2 \pm 8,4$ cm e cerca de 3 ± 1 folhas fisiologicamente funcionais. As mudas foram plantadas em espaçamento de 2 m × 2 m, totalizando 2.500 plantas por hectare. A adubação de plantio e de manutenção foi realizada com base em aproximadamente 70% da dose recomendada para a espécie *E. oleracea*, conforme Farias Neto (2019).

2.3 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL E MANEJO

O delineamento experimental adotado foi em blocos casualizados, com cinco tratamentos correspondentes aos níveis de sombreamento: 0% (pleno sol), 18%, 35%, 50% e 65%, obtidos por meio de telas de polietileno pretas do tipo “sombrite” instaladas na parte superior e lateral das plantas, em uma estrutura de madeira e arame liso galvanizado, com 2,5 m de altura (Figura 3). Cada tratamento contou com quatro repetições, com quatro plantas úteis por parcela. Para reduzir efeitos de borda e garantir uniformidade microambiental, cada parcela

foi cercada por plantas bordadura cultivadas sob as mesmas condições experimentais de sombreamento, mas não utilizadas nas análises.



Figura 3. Área de pleno sol (A) e casas de sombreamento (18%, 35%, 50% e 65% de sombreamento, B-E) no momento da instalação do experimento. Rio Branco, Acre, janeiro de 2021.

O experimento foi conduzido em sistema de sequeiro, sem irrigação suplementar. O manejo das plantas daninhas foi realizado com roçadeira nas entrelinhas e capina manual nas linhas de plantio. Para o controle fitossanitário, em especial da antracnose (*Colletotrichum* spp.), aplicaram-se fungicidas de ação sistêmica e mesostêmica em esquema rotativo a cada 15 dias, utilizando-se piraclostrobina + epoxiconazol e trifloxistrobina + tebuconazol (Nogueira et al., 2018).

2.4 AVALIAÇÕES MORFOLÓGICAS

As variáveis morfológicas bimestrais foram monitoradas ao longo dos quatro primeiros anos de cultivo. Foram mensuradas: (i) altura da planta (AP, cm), mensurada da base até a última folha expandida; (ii) diâmetro do colo (DC, mm), medido a 5 cm do solo com paquímetro digital; (iii) Relação altura diâmetro do colo (RAD), obtida pela razão entre os valores mensurados de AP e DC; (iv) diâmetro da copa (DCP, cm), obtido pela média de duas medições ortogonais com trena; (v) número de folhas (NF), correspondente ao total de folhas fisiologicamente funcionais por planta; (vi) comprimento do raquis (CR, cm), medido com régua milimetrada desde a inserção do pecíolo até a extremidade distal da folha; (vii) número

de folíolos por folha (NFF), determinado por contagem direta; (viii) comprimento do folíolo central (CFC, cm), aferido do ponto de inserção até o ápice da lâmina foliar; e o (ix) índice SPAD, obtido como estimativa indireta e não destrutiva da concentração relativa de clorofila foliar. As leituras foram realizadas utilizando um clorofilômetro portátil SPAD-502® (Konica Minolta, Japão), em folhas completamente expandidas e fisiologicamente ativas, entre 08:00 e 10:00 da manhã. Para cada planta, foram registradas três leituras ao longo da lâmina foliar, evitando a nervura central, e a média foi utilizada como valor representativo.

4.5 AVALIAÇÕES FISIOLÓGICAS

Aos seis meses após o plantio, foram avaliadas variáveis fisiológicas de trocas gasosas com o auxílio de analisador portátil de fotossíntese IRGA (modelo LI-6400XT®, LI-COR). As medições foram realizadas entre 8:00 e 10:00 h da manhã em folhas completamente expandidas e fisiologicamente ativas, de duas plantas por parcela, previamente aclimatadas por 30 segundos na câmara de medição. Utilizou-se uma câmara de área foliar padrão (6 cm²) com fluxo de ar de 300 $\mu\text{mol s}^{-1}$, concentração de CO₂ de 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, temperatura do bloco fixada em 30 °C e saturação luminosa de 1.200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, fornecida por LED acoplado ao sistema.

Foram avaliadas as seguintes variáveis fisiológicas: (i) concentração interna de CO₂ (Ci, $\mu\text{mol mol}^{-1}$); (ii) condutância estomática ao vapor d'água (gs, $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$); (iii) taxa de transpiração (E, $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$); e (iv) taxa de fotossíntese líquida (A, $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Adicionalmente, calcularam-se dois índices fisiológicos derivados: (v) a eficiência instantânea no uso da água (EiUA), obtida pela razão entre a taxa fotossintética líquida e a taxa de transpiração ($\text{EiUA} = A/E$), representando a quantidade de carbono assimilado por unidade de água perdida via transpiração; e (vi) a eficiência instantânea de carboxilação (EiC), determinada pela razão entre a taxa de assimilação líquida de CO₂ e a concentração interna de CO₂ ($\text{EiC} = A/\text{Ci}$).

Simultaneamente, foram registradas variáveis ambientais e microclimáticas diretamente na câmara do IRGA ou por sensores acoplados, incluindo: déficit de pressão de vapor folha-ar (VpdL, kPa), temperatura foliar (Tleaf, °C), temperatura do ar (Tair, °C), umidade relativa (RH_S, %) e radiação fotossintética ativa incidente (PARi, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), que se manteve próxima a 1.200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no período de medição. Para análise das respostas à luz efetiva, utilizou-se PARo ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), representando a radiação efetivamente disponível para a folha em cada condição de sombreamento, permitindo relacionar a disponibilidade de luz à taxa fotossintética de maneira mais realista.

2.6 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Todos os dados foram analisados utilizando-se o software RStudio (R Core Team, 2024). Antes de qualquer ajuste, foi avaliada a adequação por QQ-plot e resíduos vs. ajustados; quando pertinente, foi inspecionada a normalidade (Shapiro–Wilk) e a homocedasticidade (Levene). Adotou-se $\alpha = 0,05$.

2.6.1 Estabelecimento em campo

Os dados morfológicos obtidos bimestralmente durante o primeiro ano de cultivo, foram ajustados por meio do Modelo Linear Misto (LME) com Bloco como efeito fixo (contrastes somatório, *contr.sum*) e os níveis de sombreamento (*shade*) como fator de efeitos aleatórios com intercepto e inclinação de tempo. O tempo (MAP, meses após o plantio) foi usado como covariável numérica sem centragem nas análises principais. O modelo foi:

$$Y_{ijk} = \beta_0 + \beta_1 MAP_k + \Gamma_i + u_{0j} + u_{1j} MAP_k + \varepsilon_{ijk}, \text{ em que:}$$

Y_{ijk} é a resposta no i -ésimo bloco, j -ésimo nível de Shade e k -ésimo tempo;

β_0 representa o nível esperado de Y em $MAP = 0$;

β_1 é a inclinação temporal - variação média por mês;

Γ_i são os desvios de Bloco (sob *contr.sum*);

$u_{0j} \sim N(0, \sigma_{u0}^2)$ é o intercepto aleatório de Shade;

$u_{1j} \sim N(0, \sigma_{u1}^2)$ é o intercepto aleatório de MAP por Shade;

$\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma_\varepsilon^2)$ é o erro residual.

As estimativas finais dos componentes de variância (σ_{u0}^2 , σ_{u1}^2 e σ_{Resid}^2) foram obtidas por REML, enquanto as comparações de estruturas foram realizadas por ML. Para avaliar a significância dos componentes de variância foram utilizados os seguintes testes: para σ_{u0}^2 (intercepto aleatório de *Shade*), o p -value foi obtido por LRT sob ML com mistura de fronteira $\frac{1}{2}\chi_0^2 + \frac{1}{2}\chi_1^2$; para σ_{u1}^2 (inclinação aleatória de tempo) utilizou-se LRT sob ML comparando FULL ($\sim 1 + MAP | Shade$) versus INT ($\sim 1 | Shade$), testando conjuntamente a variância da inclinação e sua covariância com o intercepto; para β_{MAT} (efeito fixo do tempo), o valor de p veio do teste Wald.

Posteriormente, para mapear zonas ótimas conjuntas de tempo e sombra, ajustou-se / foram ajustadas regressões polinomiais controlando Bloco por dummies (relato na referência Bloco 1, dummies=0). Avaliou-se / foram avaliadas quatro especificações candidatas:

M1: $Y = \beta_0 + \beta_1 MAP + \beta_2 Shade + \text{dummies de Block}$;

M2: $Y = \beta_{12} (MAP \times Shade)$;

M3: $Y = \beta_{11} MAP^2 + \beta_{22} Shade^2$;

M4: $Y = \beta_{12} (MAP + Shade)$.

A seleção do “melhor” modelo para cada variável baseou-se em AIC (critério primário), com BIC e validação cruzada 10-fold (particionamento por combinações únicas de MAP×Shade para evitar vazamento) como evidências de suporte. As equações foram reportadas em função de MAP e Shade no Bloco 1; os coeficientes de Bloco aparecem como offsets no intercepto quando aplicável. A forma geral do modelo completo (M4) é:

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \beta_{12} X_1 X_2 + \beta_{11} X_1^2 + \beta_{22} X_2^2 + \gamma^T + B + \varepsilon, \text{ onde:}$$

Y é a variável morfológica de interesse;
 X_1 representa o tempo (MAP);
 X_2 representa o nível de sombreamento;
 β_0 é o intercepto;
 β_1, β_2 são os coeficientes lineares de X_1 (MAP) e X_2 (Shade);
 β_{12} é interação $X_1 \times X_2$;
 β_{11}, β_{22} são os coeficientes quadráticos de X_1 e X_2 ;
 $\varepsilon \sim N(0, \sigma^2)$ é o erro aleatório;
 B é o vetor de contrastes de *Bloco* quando há K blocos no experimento;
 γ^T é o vetor de coeficientes de bloco.

Para quantificar o impacto das variações climáticas no crescimento de *Euterpe precatoria* em campo, ajustaram-se Modelos Lineares Mistos (LMM) com família Gaussiana e link de identidade, estimando-se todos os parâmetros por máxima verossimilhança. Cada modelo relacionou uma variável de crescimento (H, SD, CD ou NL) aos valores médios de temperatura (°C) e ao total de precipitação (mm) acumulados nos 60 dias anteriores, enquanto o intercepto aleatório para o nível de sombreamento acomodou a hierarquia experimental e a variabilidade não explicada. A formulação geral dos modelos foi:

$$Y_{ij} = \beta_0 + \beta_1 \cdot Temp_{ij} + \beta_2 \cdot Prec_{ij} + u_j + \epsilon_{ij}$$

em que:
 Y_{ij} é a variável de crescimento observada para a planta i no grupo de sombreamento j ;
 $Temp_{ij}$ e $Prec_{ij}$ são, respectivamente, a temperatura média e a precipitação acumulada nos 60 dias anteriores à avaliação;
 $u_j \sim N(0, \sigma_u^2)$ é o efeito aleatório associado ao nível de sombreamento, acomodando a estrutura hierárquica do experimento;
 $\epsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$ é o erro residual.

As respostas fisiológicas e de expansão foliar foram submetidas à análise de variância (ANOVA) para avaliar o efeito do sombreamento e, quando significativo ($p < 0,05$), foram ajustadas regressões polinomiais. A relação A×Gs foi avaliada por ANCOVA, onde foi testada a interação Gs×Sombreamento (homogeneidade das inclinações); se não significativa, foi reportada uma inclinação comum, caso contrário, inclinações específicas por sombreamento, todas com ICs 95%. Além disso, foram analisadas as associações entre variáveis ambientais e fisiológicas para compreender os mecanismos que explicam as respostas observadas. Foram

selecionados pares de interesse fisiológico pré-definidos: VpdL vs A, Tleaf vs E, RH_S vs EUA e PARo vs A, explorando como o microclima foliar influencia a assimilação de carbono e o uso da água.

Para reduzir a dimensionalidade do conjunto de dados e identificar padrões latentes de variação entre as variáveis morfofisiológicas, foi realizada uma Análise Fatorial Exploratória com extração pelo método dos componentes principais e rotação ortogonal Varimax. Foram incluídas no modelo sete variáveis morfológicas (AP, DC, Dcope, NF, CRF, NPF e CFC) e quatro variáveis fisiológicas (A, Gs, E e Ci), sendo previamente padronizadas por escore z (z-score). A estimativa do número de fatores a ser retido foi baseada no critério de Kaiser (autovalores > 1). A variância explicada por cada fator foi utilizada como critério de retenção e os fatores foram interpretados com base em cargas fatoriais superiores a |0,4|.

2.6.2 Crescimento com sombreamento (6–36 MAP)

Para avaliar o crescimento das plantas durante todo o período de sombreamento, foram selecionadas avaliações semestrais, até os 36 MAP, às quais empregaram-se Modelos Lineares Mistos (LMM) para modelar a dinâmica temporal sob sombreamento, contemplando medidas repetidas e a hierarquia experimental. Em todas as variáveis, Bloco foi incluído como efeito fixo e Sombra como efeito aleatório para capturar heterogeneidade entre níveis de atenuação. A parte fixa considerou tempo (MAP) e sombreamento com termos lineares e quadráticos, permitindo curvatura biologicamente plausível. O modelo de referência (sem interação) foi:

$$y_{ijk} = \beta_0 + \beta_1 t_i + \beta_2 t_i^2 + \beta_3 s_k + \beta_4 s_k^2 + \gamma_{b[j]} + u_{0k} + \varepsilon_{ijk}, \text{ em que:}$$

y é a resposta;

ijk indexam o tempo (MAP), o bloco e o nível de sombreamento, respectivamente;

$\gamma_{b[j]}$ é o efeito fixo de bloco;

$u_{0k} \sim N(0, \sigma_{u0}^2)$ é o intercepto aleatório de sombra;

$\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2)$ são os erros.

Quando suportado por parcimônia e diagnóstico, consideraram-se inclinação aleatória de tempo por Sombra e interação fixa tempo×sombreamento:

$$y_{ijk} = \beta_0 + \beta_1 t_i + \beta_2 t_i^2 + \beta_3 s_k + \beta_4 s_k^2 + \beta_5 t_i s_k + \gamma_{b[j]} + u_{0k} + u_{1k} t_i + \varepsilon_{ijk}, \text{ com } (u_{0k} + u_{1k})^T \sim N(0, \Sigma_u).$$

A estimação dos LMM foi realizada por máxima verossimilhança restrita (REML) para componentes de variância e por máxima verossimilhança (ML) quando necessário à comparação entre estruturas de efeitos fixos. A significância dos efeitos fixos utilizou a aproximação de Satterthwaite (pacote lmerTest). A seleção entre especificações concorrentes (linear vs. quadrática; com/sem interação; com/sem inclinação aleatória) considerou o Critério

de Informação de Akaike (AIC), o Critério de Informação Bayesiano (BIC) — menores valores indicam melhor parcimônia —, estabilidade dos coeficientes e diagnósticos de resíduos.

A qualidade de ajuste foi sumarizada pelo coeficiente de determinação marginal (R^2 marginal), que reflete apenas os efeitos fixos, e pelo coeficiente de determinação condicional (R^2 condicional), que incorpora fixos e aleatórios (função *r.squaredGLMM* do pacote MuMIn). Para interpretar a heterogeneidade entre níveis de Sombra ao longo do tempo, estimou-se o coeficiente de correlação intraclasse (ICC) em MAP de referência (p.ex., 12, 24 e 36), com:

1. Sem inclinação aleatória: $ICC = \frac{\sigma_{u0}^2}{\sigma_{u0}^2 + \sigma^2}$;
2. Com inclinação (função do tempo t): $ICC(t) = \frac{\sigma_{u0}^2 + t^2 \sigma_{u1}^2 + 2t \text{Cov}(u_0, u_1)}{\sigma_{u0}^2 + t^2 \sigma_{u1}^2 + 2t \text{Cov}(u_0, u_1) + \sigma^2}$.

Verificou-se (i) normalidade dos resíduos por gráficos quantil–quantil (Q–Q) e teste de Shapiro–Wilk em resíduos studentizados, (ii) homocedasticidade entre níveis de Sombra e ao longo do tempo (gráfico escala–local; testes de Levene ou Bartlett quando aplicável), (iii) pontos influentes (resíduos padronizados e distância de Cook) e (iv) autocorrelação residual por função de autocorrelação (ACF) em séries por indivíduo/tempo. Quando necessário, avaliou-se transformação monotônica (por exemplo, log ou Box–Cox) para estabilizar variâncias/normalidade; as previsões foram reportadas na escala original (com retrotransformação quando aplicável).

Para descrever o comportamento conjunto tempo $\times$ sombreamento, gerou-se uma malha de predição em $t \in [6,36]$ (passo 1 MAP) e $s \in [0,65]$ (passo 1%). As médias marginais estimadas (*estimated marginal means*, EMMs) por combinação MAP $\times$ Sombra foram obtidas com o pacote emmeans; as superfícies tridimensionais (3D) de resposta $\hat{\mu}(t, s)$ foram renderizadas a partir do melhor LMM por variável. Quando selecionada a forma quadrática, a superfície assume:

$$\hat{\mu}(t, s) = \hat{\beta}_0 + \hat{\beta}_1 t + \hat{\beta}_2 t^2 + \hat{\beta}_3 s + \hat{\beta}_4 t^2 + \hat{\beta}_5 ts,$$

Retendo apenas os termos selecionados por AIC/BIC. Pontos de ótimo interno (máximo de H, SD, CD etc.; mínimo de H/D) foram obtidos resolvendo $\nabla \hat{\mu}(t, s) = 0$, restringindo-se ao domínio observacional $t \in [6,36]$, e $s \in [0,65]$.

2.6.3 Pós-sombreamento (42 e 48 MAP)

Para avaliar a persistência e a recuperação após a retirada das telas, entre 42 e 48 MAP, três estratégias complementares foram aplicadas e reportadas em conjunto:

1. Análise de covariância (ANCOVA) com desfecho em 48 MAP (análise principal), ajustando o estado pré-retirada (36 MAP) como covariável:

$$y_{48,jk} = \alpha_0 + \alpha_1 \text{Sombra}_k + \alpha_2 y_{36,jk} + \gamma_{b[j]} + \varepsilon_{jk}, \text{ onde:}$$

o coeficiente α_1 estima o efeito líquido do histórico de sombreamento no valor final, controlando diferenças prévias. Quando melhorou AIC/BIC, considerou-se curvatura em Sombra (Sombra^2).

2. Diferença-em-diferenças (DiD) simplificada, calculando o ganho pós-pré entre 36 e 48 MAP:

$$\Delta y_{jk} = y_{48,jk} - y_{36,jk} = \delta_0 + \delta_1 \text{Sombra}_k + \gamma_{b[j]} + \varepsilon_{ijk}, \text{ em que:}$$

o parâmetro δ_1 quantifica ganhos de crescimento no período pós-retirada em função do histórico de sombra.

3. LMM segmentado com nó em 36 MAP para comparar taxas de crescimento pré (6–36) e pós (42–48) retirada do sombreamento:

$$y_{ijk} = \beta_0 + \beta_1 t_i + \beta_2 (t_i - 36)_+ + \beta_3 s_k + \beta_4 s_k^2 + \gamma_{b[j]} + u_{0k} + u_{1k} + \varepsilon_{ijk},$$

em que $(t - 36)_+ = 0$ se $t \leq 36$ e $t - 36$ se $t > 36$. Assim, β_1 estima a inclinação sob sombra e $\beta_1 + \beta_2$ a inclinação pós-retirada. Quando parcimonioso, permitiu-se inclinação aleatória em t por Sombra no trecho pré, refletindo plasticidade de trajetória.

2.6.4 Incrementos semestrais

Após as análises por nível e pós-sombra, modelamos os incrementos semestrais como desfecho adicional, tanto no período sob sombreamento (0–36 MAP) quanto no pós-sombra (36→48 MAP). Para cada planta, o incremento no período de 6 meses foi:

$$\Delta y_{p,jk} = y_{(p+6),k} - y_{p,jk}, \quad p \in \{0,6,12,18,24,30,36,42,48\}.$$

Ajustamos LMM categórico por período de 6 meses para captar sazonalidade/janelas temporais, mantendo Bloco como fixo e Planta (ID) como efeito aleatório (intercepto) para repetição intra-indivíduo. A Sombra entrou como efeito fixo (análise global) ou realizamos modelos estratificados por Sombra quando o objetivo foi comparar períodos dentro de cada nível de sombreamento:

$$\Delta y_{p,ijk} = \mu + \text{Período}_p + \text{Sombra}_k + \gamma_{b[j]} + u_i + \varepsilon_{p,ijk}, \quad u_i \sim N(0, \sigma_u^2), \varepsilon \sim N(0, \sigma^2)$$

Na análise por Sombra:

$$\Delta y_{p,ij} = \mu + \text{Período}_p + \gamma_{b[j]} + u_i + \varepsilon_{p,ij}$$

A significância global de Período foi avaliada por LRT entre modelos aninhados; EMMs por período (overall e por Sombra) foram obtidas com emmeans. Para robustez à correlação

intra-planta, intervalos de confiança (IC95%) foram calculados com bootstrap ao nível da planta; quando apropriado, aplicamos ajustes de multiplicidade (Tukey) nos contrastes entre períodos.

O incremento pós-retirada foi avaliado de forma consistente com a DiD: $\Delta y_{36 \rightarrow 48}$ foi ainda descrito por EMMs por Sombra (com IC95%) e comparado entre níveis de sombreamento.

A precipitação e a temperatura diárias (01/2021–01/2025) foram agregadas nas mesmas janelas usadas para os incrementos (0–6, 6–12, ..., 42–48 MAP), gerando: (i) P6 (mm) = soma de precipitação no intervalo de 6 meses, e (ii) T6 (°C) = média de temperatura no mesmo intervalo. Cada incremento de planta (H, SD, DC, NL) foi pareado à dupla (P6, T6) do seu intervalo. Para interpretação comparável e controle de escala, utilizou-se padronização (z-score) de P6 e T6 nas análises ($P6_z$, $T6_z$). Multicolinearidade entre regressores foi verificada via VIF (< 5).

A modelagem considerou os incrementos semestrais H (cm), SD (mm), DC (cm) e NL (leaves plant⁻¹). Para estabilizar variâncias e reduzir assimetria, aplicou-se log1p aos desfechos de tamanho ($\log1p(H\Delta)$, $\log1p(SD\Delta)$, $\log1p(DC\Delta)$); NL Δ foi analisado na escala original. As predições são apresentadas na escala original (retrotransformadas quando aplicável).

Para quantificar a sensibilidade climática e testar se o sombreamento altera essa sensibilidade, ajustou-se um modelo linear com período (fator), bloco (fator) e interações clima $\times$ shade, com erros-padrão robustos clusterizados por planta para acomodar medidas repetidas:

$$y_{ijk\Delta} = \beta_0 + \alpha_{p(i)} + \gamma_{b(j)} + \delta_{s(k)} + \beta_1 P6_z + \beta_2 T6_z + \sum_{s>0} (\theta_s^{(P)} 1_s \cdot P6_z + \theta_s^{(T)} 1_s \cdot T6_z) + \varepsilon_{ijk}.$$

em que $y_{ijk\Delta}$ é o incremento no intervalo de 6 meses; $\alpha_{p(i)}$ controla heterogeneidades entre períodos (efeitos fixos para os MAPs), $\gamma_{b(j)}$ é efeito fixo de bloco, $\delta_{s(k)}$ codifica níveis de Shade (0, 18, 35, 50, 65%) e os termos θ representam as interações Shade $\times$ P6 $_z$ e Shade $\times$ T6 $_z$ (diferenças de inclinação por sombreamento).

A covariância robusta (cluster) foi usada para a inferência. Como análise de sensibilidade, avaliou-se um LMM com intercepto aleatório por planta (e, quando parcimonioso, inclinação aleatória de período), com resultados qualitativamente consistentes.

3 RESULTADOS

3.1 ESTABELECIMENTO EM CAMPO

3.1.1 Arquitetura e modelagem de crescimento de *Euterpe precatoria*

A Tabela 1 sintetiza, para cada variável morfológica, os componentes de variância e o efeito fixo de tempo estimados pelos modelos lineares mistos. σ_{u0}^2 (Shade), representa a variabilidade entre os níveis de sombreamento no intercepto (diferenças no nível médio da resposta no ponto de referência do tempo). σ_{u1}^2 (MAP) quantifica a heterogeneidade das inclinações temporais entre os níveis de sombreamento, ou seja, o quanto as trajetórias ao longo dos meses após o plantio divergem entre tratamentos. $\sigma^2_{residual}$ corresponde à variabilidade intra-tratamento e não explicada pelo modelo. Por fim, β_{MAT} expressa o efeito médio do tempo (meses após o plantio) sobre a variável, acompanhado do seu erro-padrão.

Tabela 1. Resumo dos componentes de variância para variáveis morfológicas de plantas de *E. precatoria* submetidas a níveis de sombreamento ao longo dos meses após o plantio (MAP).

Variáveis	σ_{u0}^2 (Shade)	σ_{u1}^2 (MAP)	$\sigma^2_{residual}$	$\beta_{MAT} \pm SE$
H	8.036**	0.907**	18.322	3.031** $\pm$ 0.441
SD	0.058**	0.071 ^{ns}	8.639	1.915** $\pm$ 0.143
H/D	0.018**	0.001 ^{ns}	0.042	-0.068** $\pm$ 0.012
CD	21.867**	3.231 ^{ns}	76.081	4.410** $\pm$ 0.837
NL	0.001**	0.001 ^{ns}	0.178	0.152** $\pm$ 0.020

** = significativo a 1%, e ^{ns} = não significativo. Para σ_{u0}^2 (intercepto aleatório de *Shade*), o *p*-value foi obtido por LRT sob ML com mistura de fronteira $\frac{1}{2}\chi^2_0 + \frac{1}{2}\chi^2_1$; Para σ_{u1}^2 (inclinação aleatória de tempo) veio do LRT sob ML comparando FULL ($\sim 1 + \text{MAP} | \text{Shade}$) versus INT ($\sim 1 | \text{Shade}$), testando conjuntamente a variância da inclinação e sua covariância com o intercepto; para β_{MAT} (efeito fixo do tempo), o ppp é do teste Wald.

A altura (H) média das plantas aumentou de maneira contínua ao longo dos doze meses, partindo de cerca de 41 cm aos 2 MAP e atingindo média de aproximadamente 70 cm aos 12 MAP, com incremento mais pronunciado nos níveis intermediários de sombreamento (35%–50%). Esse padrão reflete tanto a variabilidade entre níveis de sombreamento quanto a heterogeneidade nas inclinações ao longo do tempo entre níveis de sombra identificadas pelo modelo linear misto. O efeito médio do tempo foi positivo e forte ($\beta_{MAP} = 3,03 \pm 0,44$ cm).

Interessantemente, ao final do ciclo, as mudas submetidas a 50% e 65% de sombra alcançaram alturas praticamente equivalentes (87,00 cm e 87,03 cm, respectivamente), sugerindo a existência de um teto fisiológico para o crescimento vertical sob alto grau de sombreamento, além do qual restrições luminosas adicionais não promovem ganhos significativos. A modelagem polinomial (modelo M4) ajustou-se muito bem aos dados ($R^2 = 0,83$), apontando uma zona ótima de desenvolvimento entre 55% e 65% de sombreamento e 11–12 MAP (Figura 4A e 3B).

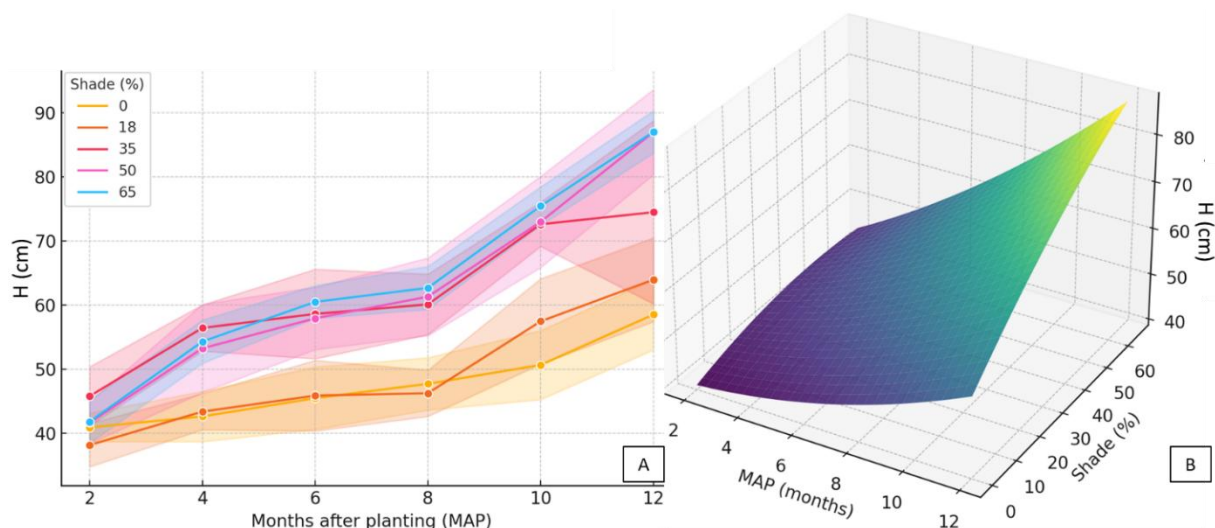


Figura 4. Crescimento em altura (H) de *Euterpe precatoria* ao longo de 12 meses após o plantio (MAP) sob níveis de sombreamento. (A) Médias e intervalos de confiança (sombas coloridas) obtidos com LMM (REML), com bloco como efeito fixo e intercepto e *slope* aleatórios por nível de sombreamento. (B) Superfície de resposta tridimensional demonstrando o efeito conjunto do tempo (MAP) e do sombreamento (%).

$$\hat{Y} = 43.65 - 0.009 \cdot \text{MAP} + 0.138 \cdot \text{Sombra} - 0.042 \cdot \text{MAP}^2 - 0.117 \cdot \text{MAP} \cdot \text{Sombra} - 0.002 \cdot \text{Sombra}^2 \quad (R^2 = 0.88).$$

O diâmetro do colo (SD) cresceu de forma gradual, com comportamento predominantemente linear até os 6 MAP e uma aceleração perceptível a partir desse ponto, sobretudo sob níveis moderados de sombreamento (35%–50%). A variância do intercepto aleatório foi significativa, enquanto a variância do *slope* foi pequena, indicando taxas de espessamento relativamente homogêneas ao longo do tempo. O efeito do tempo foi positivo e robusto ($\beta_{\text{MAP}} = 1,91 \pm 0,14$ mm). A análise tridimensional (modelo M4) confirmou que o pleno sol restringe o acúmulo de biomassa no colo e que o sombreamento excessivo também limita esse crescimento, delimitando uma faixa ótima de $\approx 30\%$ a 50% de sombra para maximizar o incremento diametral (Figura 5A e 4B).

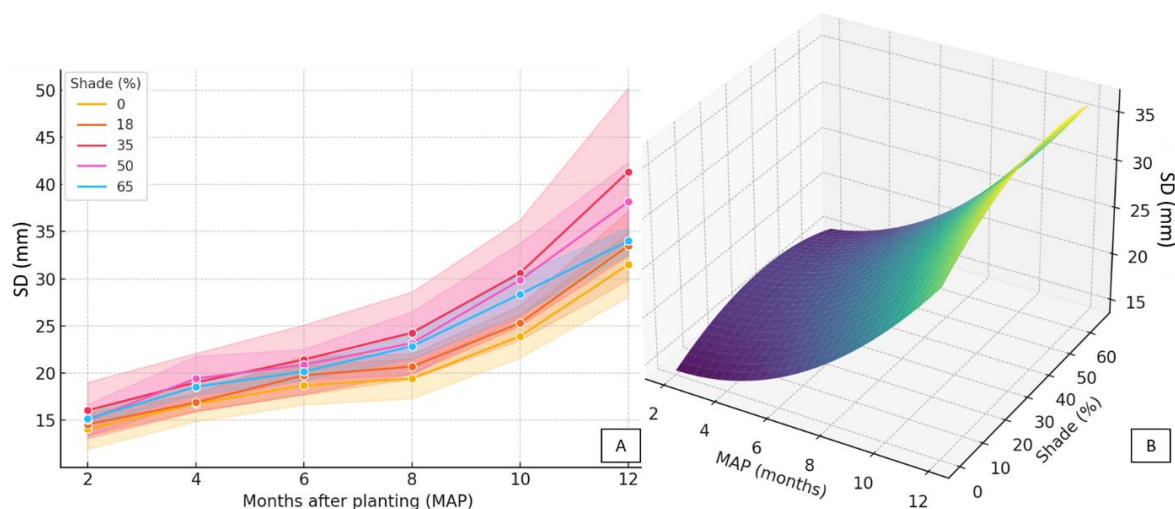


Figura 5. Diâmetro do colo (SD) de *Euterpe precatoria* ao longo de 12 meses após o plantio (MAP) sob níveis de sombreamento. (A) Médias e intervalos de confiança (sombas coloridas) obtidos com LMM (REML), com bloco como efeito fixo e intercepto e *slope* aleatórios por sombreamento. (B) Superfície de resposta tridimensional demonstrando o efeito conjunto do tempo (MAP) e do sombreamento (%).

$$\hat{Y} = 17.16 - 0.689 \cdot \text{MAP} + 0.158 \cdot \text{Sombra} - 0.006 \cdot \text{MAP}^2 - 0.172 \cdot \text{MAP} \cdot \text{Sombra} - 0.002 \cdot \text{Sombra}^2 \quad (R^2 = 0.88).$$

A razão H/D apresentou declínio contínuo, passando de cerca de 2,8 aos 2 MAP para aproximadamente 1,5 ao término dos 12 meses, o que indica que o diâmetro do colo aumentou proporcionalmente mais que a altura, refletindo maior lignificação e firmeza estrutural. Houve heterogeneidade significativa entre níveis de sombreamento no intercepto e variância de *slope* praticamente nula. O efeito médio do tempo foi negativo e significativo ($\beta_{\text{MAP}} = -0,07 \pm 0,01$), coerente com o perfil mais robusto ao longo do tempo. A superfície de resposta (modelo M4) evidenciou que as maiores relações H/D ocorrem acima de 40% de sombra nos estágios iniciais, declinando gradualmente (Figura 6A e 6B).

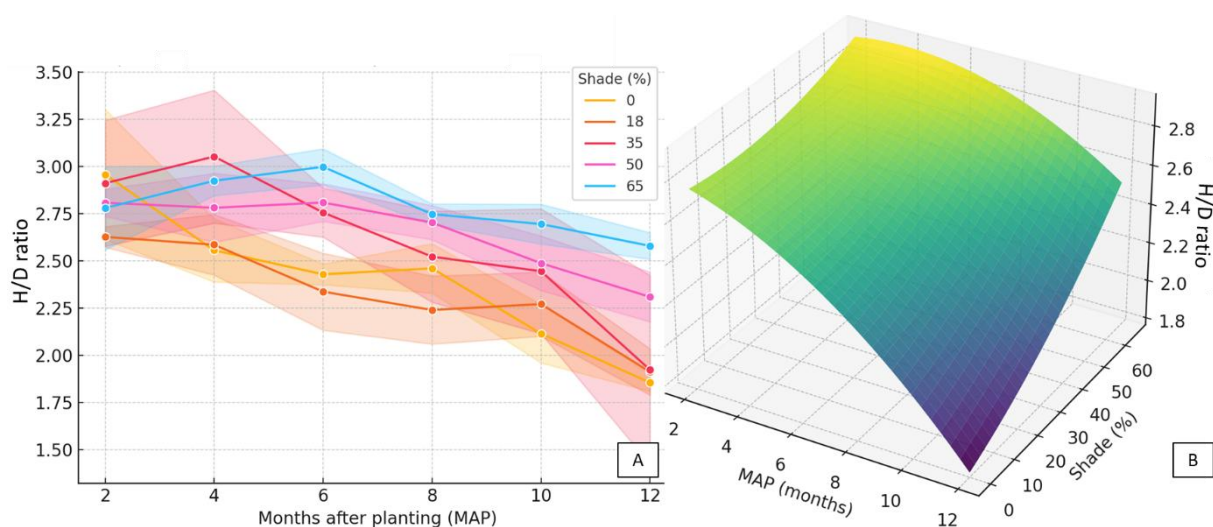


Figura 6. Relação altura/diâmetro (H/D ratio) de *Euterpe precatoria* ao longo de 12 meses após o plantio (MAP) sob níveis de sombreamento. (A) Médias e intervalos de confiança obtidos com LMM (REML) com bloco fixo e intercepto e *slope* aleatórios por sombreamento. (B) Superfície de resposta tridimensional demonstrando o efeito conjunto do tempo (MAP) e do sombreamento (%).

$$\hat{Y} = 2.78 - 0.017 \cdot \text{MAP} - 0.004 \cdot \text{Sombra} - 0.001 \cdot \text{MAP}^2 + 0.006 \cdot \text{MAP} \cdot \text{Sombra} - 0.000 \cdot \text{Sombra}^2 \quad (R^2 = 0.66)$$

O diâmetro da copa (CD) cresceu progressivamente ao longo do experimento, com expansão acentuada a partir de 8 MAP: as médias saltaram de ~60 cm para mais de 90 cm até 12 MAP quando submetidas a sombreamentos de 50%–65%. A variância do intercepto aleatório foi elevada e significativa ($p < 0,05$) e observou-se variância de *slope* moderada. O efeito médio do tempo foi positivo ($\beta_{\text{MAP}} = 4,41 \pm 0,84$ cm). A superfície de resposta (modelo M3) modelada confirmou um aumento linear do CD com o sombreamento, sem platô observado; o maior valor médio foi registrado a 65% de sombra (139,8 cm), seguido de 134,0 cm em 50% de sombra. Esses resultados sugerem que o sombreamento intenso, até 12 MAP, favorece a expansão lateral das folhas, provavelmente por otimizar a captação de luz difusa em lâminas mais horizontais (Figuras 7A e 7B).

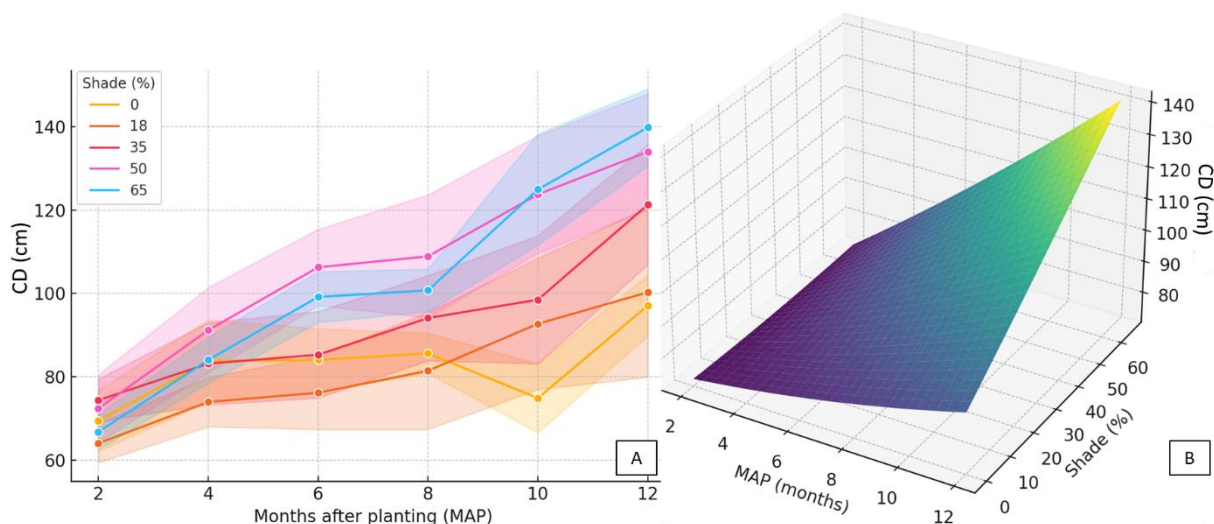


Figura 7. Diâmetro da copa (CD) de *Euterpe precatoria* ao longo de 12 meses após o plantio (MAP) sob níveis de sombreamento. (A) Médias e intervalos de confiança obtidos com LMM (REML), com bloco fixo e intercepto e *slope* aleatórios por sombreamento. (B) Superfície de resposta tridimensional demonstrando o efeito conjunto do tempo (MAP) e do sombreamento (%).

$$\hat{Y} = 74.30 + 1.689 \cdot \text{MAP} - 0.168 \cdot \text{Sombra} + 0.081 \cdot \text{MAP} \cdot \text{Sombra} \quad (R^2 = 0.80)$$

O número de folhas, por sua vez, apresentou crescimento quase linear até 8 MAP, partindo de ~4 folhas aos 2 MAP e atingindo cerca de 12 folhas aos 12 MAP, com pico médio sob 50% de sombreamento. A variância de intercepto foi significativa porém muito pequena e a variância de *slope* foi praticamente nula. O efeito médio do tempo foi positivo e consistente ($\beta_{\text{MAP}} = 0,15 \pm 0,02$ folhas). A superfície de resposta (modelo M4) ajustada exibiu $R^2 = 0,69$, sugerindo que a emissão foliar é menos sensível aos fatores avaliados; ainda assim, identificou-se um discreto efeito positivo dos níveis intermediários de sombra, com zona ótima entre 45% e 55% de sombreamento em 8–10 MAP (Figuras 8A e 7B).

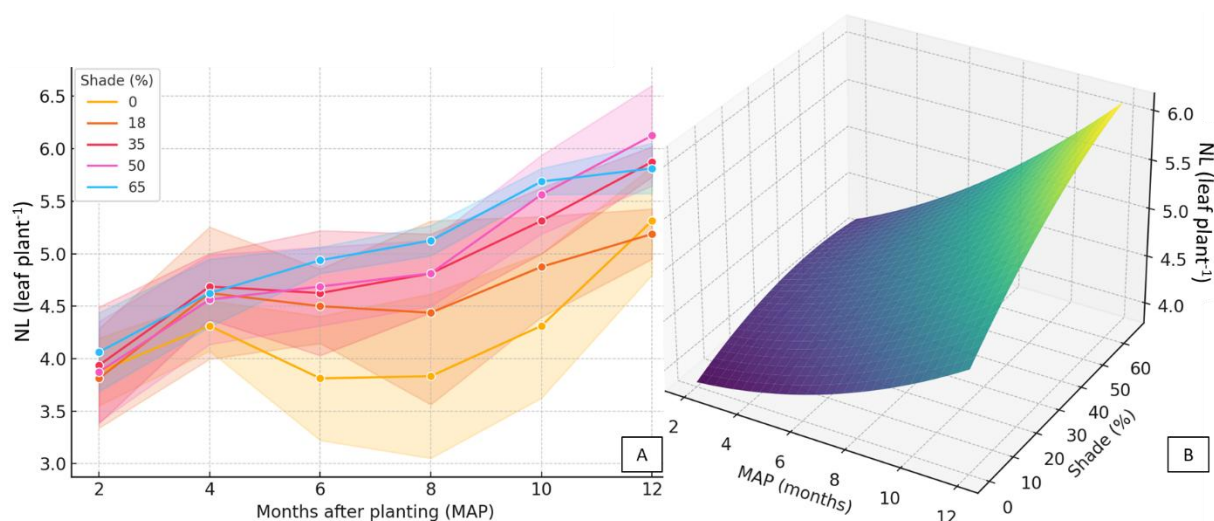


Figura 8. Número de folhas (NL; folhas planta⁻¹ fisiologicamente ativas de *Euterpe precatoria* ao longo de 12 meses após o plantio (MAP) sob níveis de sombreamento. (A) Ajuste por LMM (REML) com médias e intervalos de confiança para cada nível de sombra (0%, 18%, 35%, 50% e 65%). (B) Superfície de resposta tridimensional demonstrando o efeito conjunto do tempo (MAP) e do sombreamento (%).

$$\hat{Y} = 4.14 - 0.004 \cdot \text{MAP} + 0.012 \cdot \text{Sombra} + 0.001 \cdot \text{MAP}^2 - 0.001 \cdot \text{MAP} \cdot \text{Sombra} - 0.000 \cdot \text{Sombra}^2 \quad (R^2 = 0.69)$$

A integração dos coeficientes estimados pelos modelos lineares mistos com as superfícies de resposta validou estatisticamente ($R^2 \geq 0,66$) as tendências observadas visualmente. Níveis de sombreamento entre 35% e 50% promoveram respostas positivas e consistentes em todas as variáveis morfológicas e fisiológicas, sobretudo a partir do sexto mês de cultivo, caracterizando essa faixa como a condição luminosa ideal para o manejo de *Euterpe precatoria* em campo.

3.1.2 Influência climática no estabelecimento em campo

Os Modelos Lineares Mistos (LMM) foram ajustados para quantificar o efeito da precipitação acumulada e da temperatura média nos 60 dias anteriores sobre H, SD, CD e NL de *Euterpe precatoria* em campo (Tabela 2). A precipitação e a temperatura entraram como efeitos fixos, enquanto o intercepto aleatório por nível de sombreamento acomodou a variabilidade hierárquica do experimento. A escolha da janela de 60 dias se baseou na hipótese de que o crescimento observado em um determinado momento está condicionado às condições ambientais recentes.

Tabela 2. Estimativas de efeitos fixos e componentes de variância (efeito aleatório de sombreamento e erro residual) de modelos lineares de efeitos mistos (LMMs) para variáveis de crescimento de *Euterpe precatoria*.

Variable	Intercept	β_{Temp} (mm ⁻¹)	β_{Prec} (°C ⁻¹)	σ^2_{Shade}	$\sigma^2_{residual}$
H	-73,646	0,061**	4,625**	44,11	92,82
SD	-53,887	0,039**	2,710**	1,51	34,18
CD	-96,397	0,084**	6,738**	90,49	267,33
NL	-1,670	0,004**	0,224**	0,07	0,33

Nota: ** = significativo a 1% ($p < 0.01$).

Na tabela, o intercepto (β_0) representa o valor-base da variável de resposta quando tanto a precipitação acumulada quanto a temperatura média são zero, funcionando como ponto de partida da reta de predição. Cada β_{Prec} indica o acréscimo médio da resposta por cada milímetro adicional de chuva acumulada, mantida a temperatura constante, enquanto cada β_{temp} expressa o ganho médio por cada °C a mais, com precipitação inalterada. Por fim, σ^2_{shade} é a variância atribuível ao efeito aleatório do sombreamento e $\sigma^2_{residual}$ é a variância do erro não explicado pelo modelo.

No gradiente de precipitação (Figura 9), cada acréscimo de 1 mm na chuva acumulada nos 60 dias anteriores elevou a altura em $\beta_1 = 0,06$ cm, o diâmetro do colo em $\beta_1 = 0,04$ cm, o diâmetro da copa em $\beta_1 = 0,08$ cm e o número de folhas em $\beta_1 = 0,004$ unidades. Na prática, isso implica que 50 mm adicionais de precipitação resultam em aproximadamente 3,05 cm a mais de altura, 1,97 cm a mais de diâmetro do colo, 4,21 cm a mais de diâmetro da copa e 0,19 folhas a mais, evidenciando a importância da umidade recente para expansão celular, turgidez tecidual e emissão foliar.

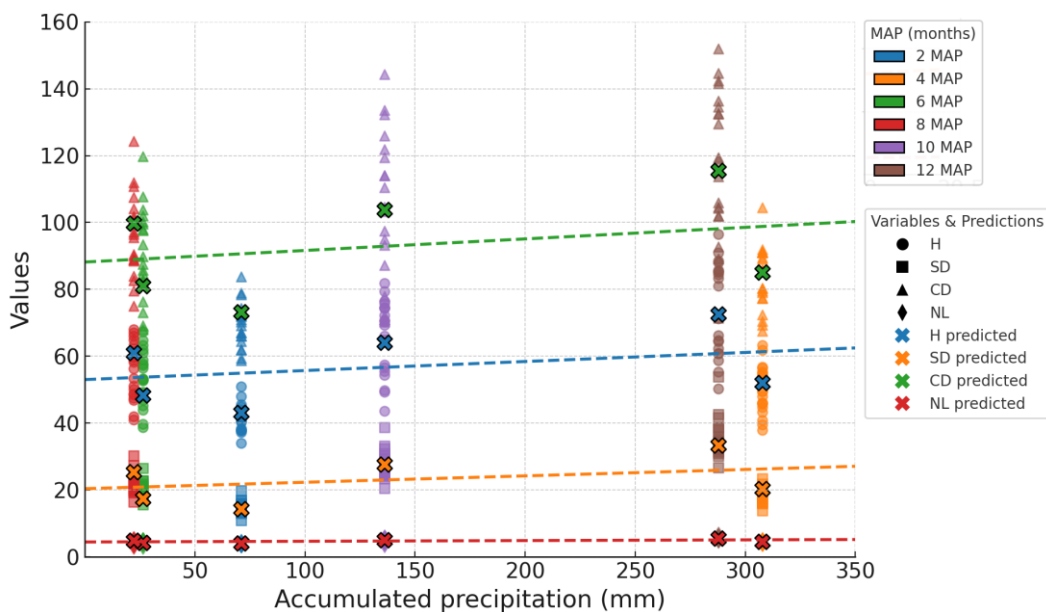


Figura 9. Valores observados e preditos em função da precipitação acumulada (mm) nos 60 dias anteriores à avaliação, para as variáveis H (círculo), SD (quadrado), CD (triângulo) e NL (losango), em seis tempos de mensuração (MAP). Os “x” indicam os valores preditos pelo LMM e as linhas tracejadas mostram a tendência predita de cada variável ao longo do gradiente de precipitação.

No gradiente de temperatura (Figura 10), cada aumento de 1 °C na média dos 60 dias anteriores foi associado a ganhos de $\beta_2 = 4,63$ cm em altura, $\beta_2 = 2,71$ cm em diâmetro do colo, $\beta_2 = 6,74$ cm em diâmetro da copa e $\beta_2 = 0,22$ folhas. Em termos práticos, um aquecimento de 5 °C levou a cerca de 23,13 cm adicionais de altura, 13,55 cm de espessamento do colo, 33,69 cm de expansão da copa e 1,12 folhas a mais.

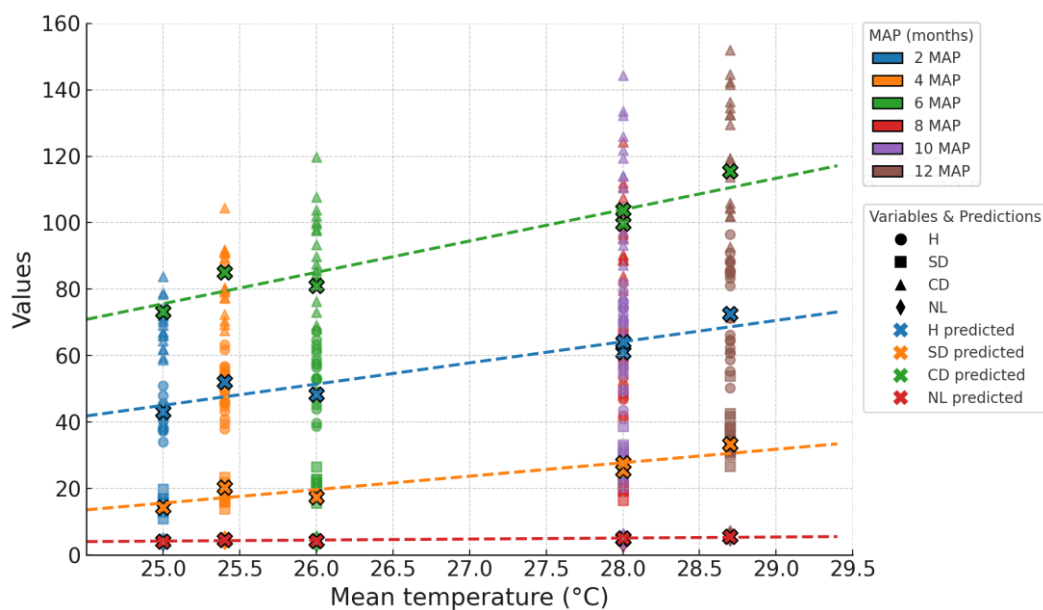


Figura 10. Valores observados e preditos em função da temperatura média (°C) nos 60 dias anteriores à avaliação, para as variáveis H (círculo), SD (quadrado), CD (triângulo) e NL (losango), em seis tempos de mensuração (MAP). Os “x” indicam os valores preditos pelo LMM e as linhas tracejadas mostram a tendência predita de cada variável ao longo do gradiente térmico.

3.1.3 Plasticidade morfofisiológica foliar em função do sombreamento

A arquitetura foliar de *Euterpe precatoria* evidenciou elevada plasticidade morfofisiológica em resposta ao gradiente de sombreamento durante o estabelecimento em campo. Essa capacidade de ajuste estrutural e pigmentar diante das diferentes condições de luz ressalta mecanismos adaptativos essenciais para a sobrevivência e o desempenho da espécie em ambientes heterogêneos. Neste tópico, são apresentadas análises integradas dos principais atributos morfológicos e pigmentares avaliados ao final do primeiro ano de cultivo.

O comprimento do raquis apresentou tendência linear crescente em função do sombreamento, com incremento médio de 0,47 cm para cada 1% adicional de sombra ($RL = 0,47 \cdot \text{Sombra} + 49,2$). Esse padrão evidencia que ambientes mais sombreados favorecem a alongação do eixo foliar principal, otimizando a interceptação de luz sob restrição de radiação direta (Figura 11 A). O número de pares de folíolos (PLN), por sua vez, exibiu resposta quadrática significativa, atingindo o ponto de máxima eficiência técnica (MET) em 42% de sombra, com valor máximo estimado de 34,3 pares de folíolos por folha. Valores inferiores foram observados tanto sob sol pleno quanto sob sombreamento excessivo, indicando que níveis intermediários de luz estimulam a segmentação e a expansão foliar mais pronunciadas (Figura 11 B).

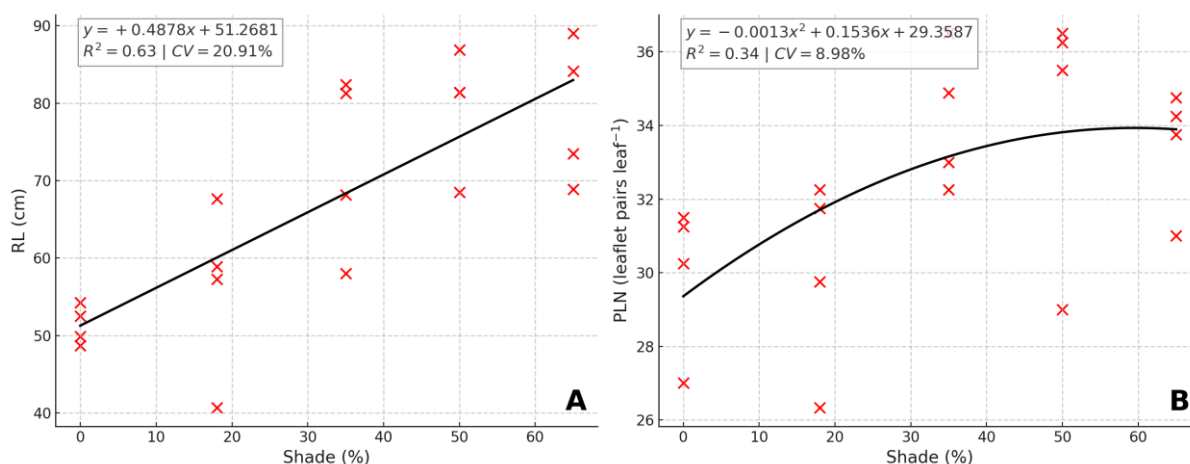


Figura 11. Comprimento do raquis - RL (A) e número de pares de folíolos por folha - PLN (B) em função do sombreamento (%). Os símbolos em “x” vermelho representam as médias dos blocos, com ajustes linear e quadráticos, respectivamente, evidenciando a tendência da resposta fisiológica.

O comprimento do folíolo central (CLL), por sua vez, também apresentou tendência linear positiva, aumentando em média 0,26 cm para cada 1% de incremento no sombreamento ($CLL = 0,26 \cdot \text{Sombra} + 27,7$) (Figura 12 A). Tal resposta sugere que a menor incidência de radiação direta favorece o alongamento dos folíolos, provavelmente como mecanismo de maximização da captação de luz difusa. O índice SPAD, utilizado como proxy não destrutiva

da concentração relativa de clorofila, exibiu resposta quadrática significativa, com valor máximo estimado de 49,1 em torno de 39% de sombreamento (MET). Esse resultado indica que níveis moderados de sombra otimizam o acúmulo de clorofila, enquanto ambientes excessivamente sombreados apresentaram discreta redução nos valores de SPAD, sugerindo limitação na síntese de pigmentos sob déficit luminoso. Esses padrões reforçam o papel do sombreamento intermediário na maximização da estrutura foliar e da capacidade fotossintética em *E. precatoria* (Figura 12 B).

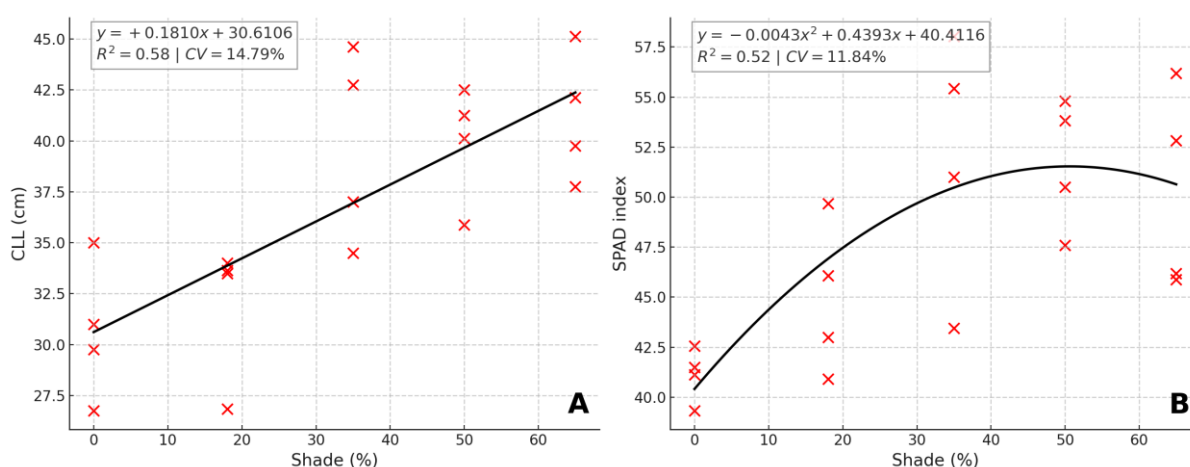


Figura 12. Comprimento do folíolo central - CLL (A) e índice SPAD (B) em relação ao sombreamento. Os símbolos em “x” vermelho representam as médias dos blocos, com ajustes linear e quadráticos, respectivamente, evidenciando a tendência da resposta fisiológica.

A partir de 50% de sombreamento, observou-se uma discreta redução nos valores estimados de SPAD, especialmente sob 65% de sombra, sugerindo que a limitação luminosa mais acentuada pode restringir a biossíntese de clorofila ou reduzir a densidade de cloroplastos ativos, ainda que de forma menos pronunciada do que os efeitos negativos observados em condições de pleno sol. Esse comportamento parabólico confirma que *E. precatoria* apresenta resposta ótima sob sombreamento moderado, com queda da performance fisiológica em situações extremas de luminosidade, seja por excesso ou deficiência de luz.

3.1.4 Desempenho fisiológico ao gradiente de sombra

Essa tendência observada nos atributos morfo-pigmentares foi acompanhada por respostas fisiológicas igualmente influenciadas pelo gradiente de sombra. *Euterpe precatoria* demonstrou clara plasticidade funcional, com respostas fisiológicas moduladas de acordo com as diferentes intensidades de sombreamento durante o estabelecimento em campo. Foram observadas diferenças estatisticamente significativas ($p < 0,05$) entre os níveis de sombra para fotossíntese líquida (A), condutância estomática (Gs), transpiração (E), concentração

intercelular de CO_2 (C_i) e eficiência no uso da água (EUA), reforçando a dependência direta das respostas fisiológicas em relação ao microclima.

A fotossíntese líquida (A) apresentou resposta parabólica em relação ao sombreamento, atingindo valor máximo de eficiência técnica (MET) em 53,2% de sombra, com valor estimado de $A = 7,25 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Esse padrão indica que níveis intermediários de luz otimizam a assimilação de carbono, equilibrando entrada de CO_2 e proteção contra fotoinibição (Figura 13 A). A condutância estomática (Gs) apresentou a tendência oposta: foi mais elevada a pleno sol ($\approx 0,07 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), atingiu um mínimo sob sombreamento intermediário (45–46%; $0,051 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e voltou a aumentar ligeiramente em níveis de sombra mais altos (Figura 13B).

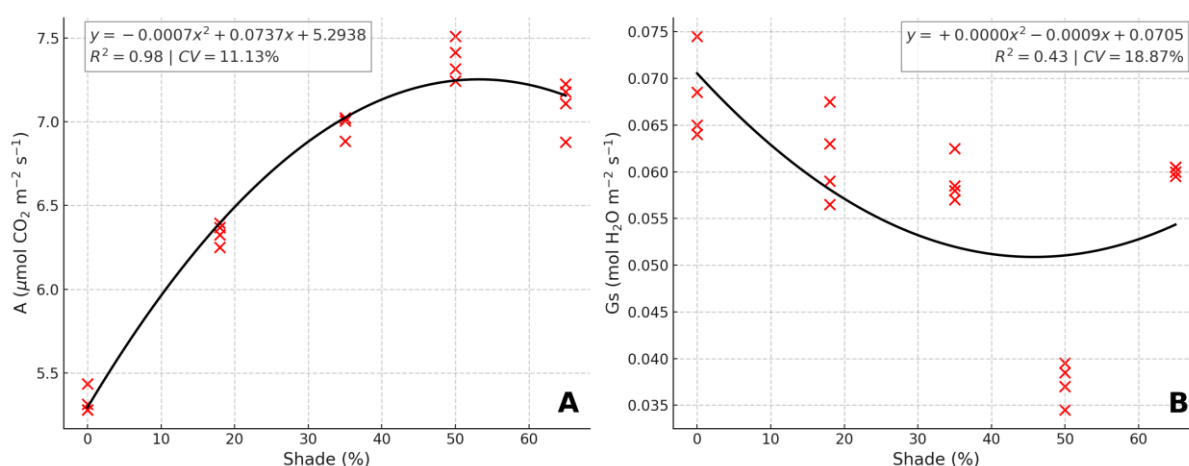


Figura 13. Fotossíntese líquida – A (A) e condutância estomática – Gs (B) em mudas de *Euterpe precatoria* sob diferentes níveis de sombreamento (%). Os símbolos em “x” vermelho representam as médias dos blocos, com ajustes quadráticos evidenciando a tendência da resposta fisiológica.

Importantemente, os ajustes lineares de $A \sim G_s$ dentro de cada tratamento apresentaram inclinações estatisticamente similares (ICs 95% sobrepostos), e uma ANCOVA ($A \sim G_s \times \text{Sombreamento}$) indicou efeito principal significativo do Sombreamento ($p < 0,001$), mas nenhum efeito de G_s e nenhuma interação (Figura 14). Em conjunto, isso sugere que o aumento de A sob sombreamento moderado não é impulsionado por maior abertura estomática, mas por componentes não-estomáticos (p. ex., capacidade bioquímica aprimorada e/ou microclima foliar mais ameno), o que se traduz em maior eficiência intrínseca do uso da água.

A transpiração (E) apresentou redução acentuada até 47,5% de sombra, condição que proporcionou os maiores valores de eficiência no uso da água (EUA). Esse resultado evidencia que níveis intermediários de luz favorecem a assimilação de CO_2 com menor custo transpiratório, maximizando o balanço carbono-água (Figura 15 A). Por sua vez, a concentração intercelular de CO_2 (C_i) apresentou comportamento de redução acentuada até

cerca de 43,7% de sombreamento, seguido por discreta elevação. A curva de regressão indica a MET em torno de 43,7%, onde o valor mínimo de $C_i = 156,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ foi registrado, evidenciando maior eficiência fotossintética e menor concentração residual de CO_2 na câmara subestomática (Figura 15 B).

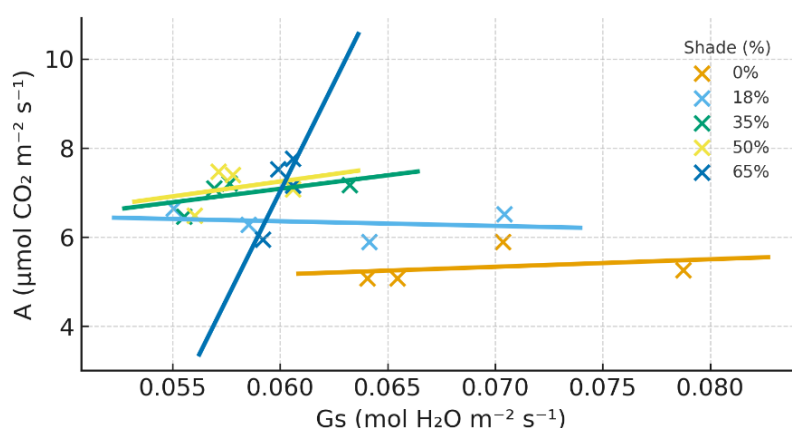


Figura 14. Relação entre fotossíntese líquida – A e condutância estomática – G_s em mudas de *Euterpe precatoria* sob diferentes níveis de sombreamento (%).

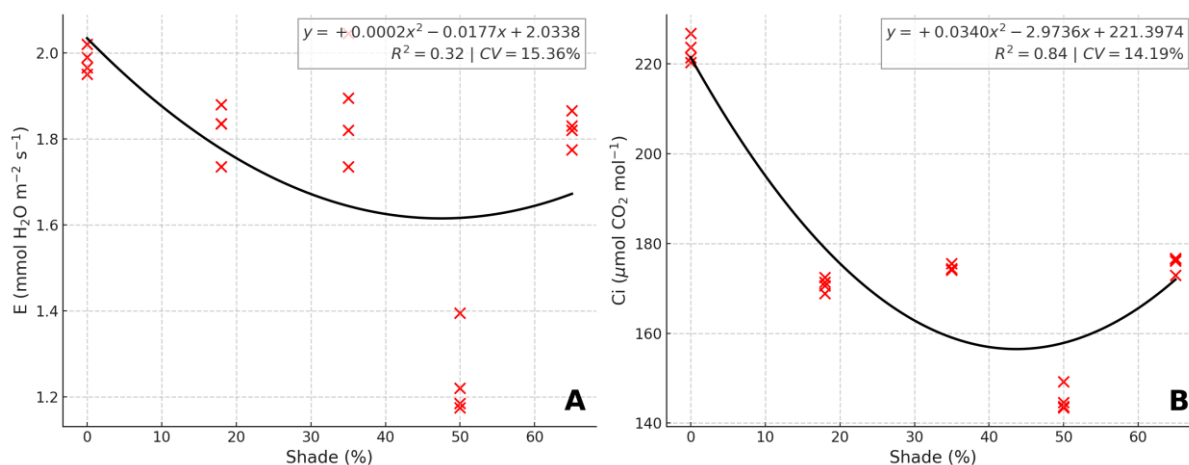


Figura 15. Respostas da transpiração – E (A) e da concentração intercelular de CO_2 - C_i (B) de *Euterpe precatoria* a diferentes níveis de sombreamento (%). Os símbolos em “x” vermelho representam as médias dos blocos, com ajustes quadráticos evidenciando a tendência da resposta fisiológica.

A eficiência no uso da água (EUA) exibiu incremento contínuo até 49,7% de sombreamento, onde se obteve o valor máximo estimado de $4,66 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$, indicando que condições de luz moderada favorecem um balanço ideal entre assimilação de carbono e perda de água (Figura 16 A). A eficiência intrínseca no uso de CO_2 (EiC) apresentou comportamento semelhante, com incremento até cerca de 47,7% de sombreamento, onde se

estimou a MET com $EiC = 0,045$ (adimensional). Ambas as variáveis reforçam o padrão de maximização funcional sob níveis intermediários de sombreamento (Figura 16 B).

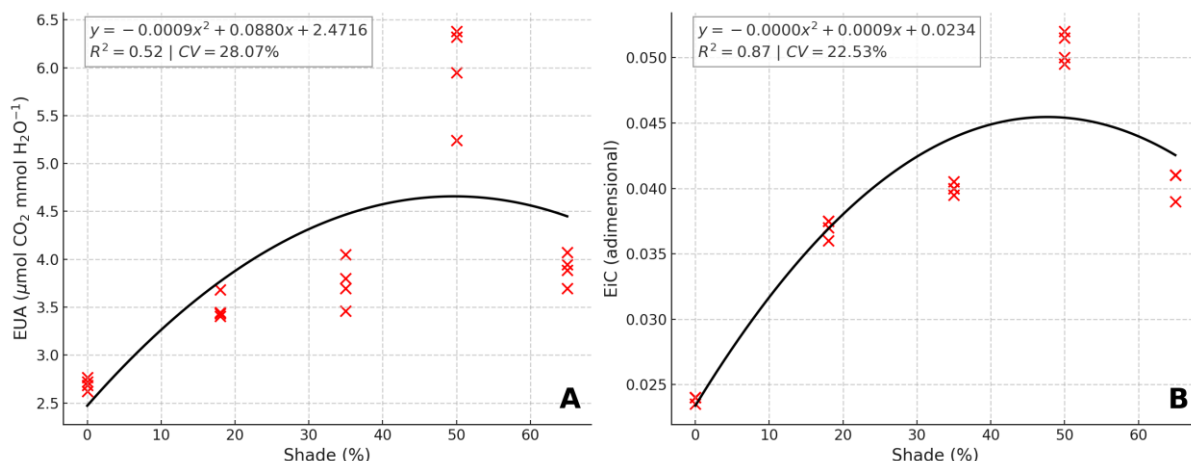


Figura 16. Eficiência no uso da água - EUA (A) e eficiência intrínseca no uso de CO₂ - EiC (B) em função do sombreamento em *Euterpe precatoria*. Os símbolos em “x” vermelho representam as médias dos blocos, com ajustes quadráticos evidenciando a tendência da resposta fisiológica.

A análise das relações entre variáveis ambientais e fisiológicas de *Euterpe precatoria* evidencia como o microclima foliar modula o desempenho fotossintético e hídrico da espécie durante o estabelecimento em campo. Os quatro painéis ilustram respostas típicas de plantas tropicais com alta plasticidade funcional em diferentes níveis de sombreamento (Figura 17).

No painel superior esquerdo, a fotossíntese líquida (A) cai de cerca de 7,5 para 5,1 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ quando o déficit de pressão de vapor foliar (VpdL) varia de 2,7 a 3,3 kPa. A regressão linear apresenta coeficiente angular de $-0,674 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \cdot \text{kPa}^{-1}$, e não foi significativa ($p > 0,05$), o que indica que, embora exista essa tendência ao fechamento estomático parcial em condições secas, o VpdL por si só explica muito pouco da variação em A (Figura 17 A). No painel superior direito, observou-se que a transpiração (E) aumenta de aproximadamente 1,1 para 2,2 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ à medida que a temperatura foliar (Tleaf) sobe de 31,0 °C a 33,6 °C. O coeficiente angular é $+0,251 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$ ($p < 0,05$), confirmando que o mecanismo de resfriamento evaporativo — com maior condutância estomática e perda de água — é estatisticamente relevante para evitar o superaquecimento foliar (Figura 17 B).

No painel inferior esquerdo, a eficiência instantânea no uso da água (WUE) cresce de cerca de 2,4 para 7,0 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$ quando a umidade relativa (RH_S) varia de 43% a 49%. A regressão mostra inclinação de $+0,299 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1} \cdot \%^{-1}$ ($p < 0,05$), evidenciando que microclimas mais úmidos reduzem o gradiente de vapor e aumentam a

assimilação de CO₂ por unidade de água (Figura 17 C). Finalmente, no painel inferior direito, a fotossíntese líquida diminui de aproximadamente 7,6 para 5,1 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ com o aumento de PARo de 380 a 1 250 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. O ajuste apresenta coeficiente $-0,002 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \cdot (\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$ ($p < 0,01$), mostrando forte fotoinibição em radiações elevadas e reforçando que níveis intermediários de luz são ideais para *Euterpe precatoria* (Figura 17 D).

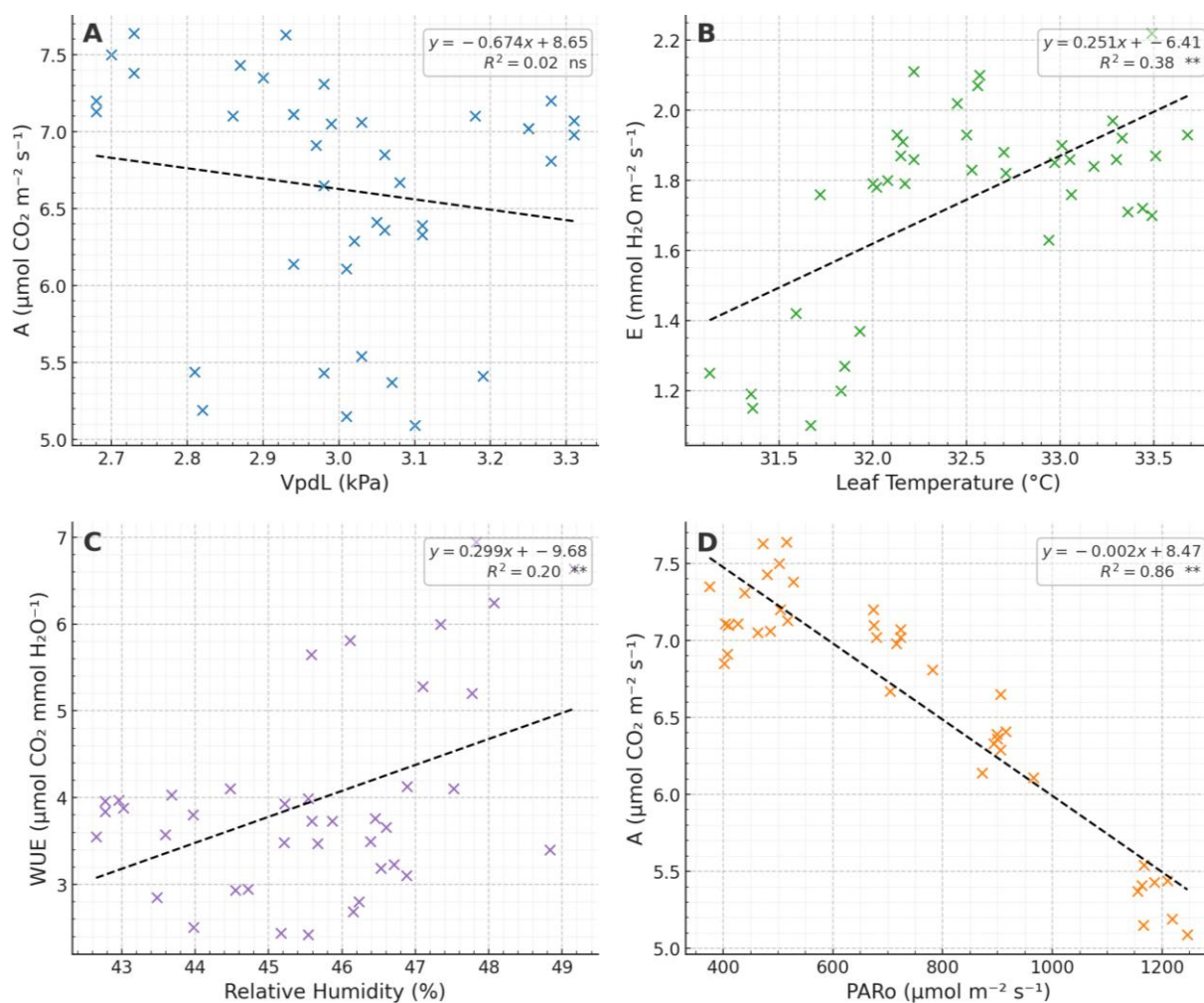


Figura 17. Relações entre variáveis ambientais e respostas fisiológicas de *Euterpe precatoria*: (A) VpdL vs A; (B) Tleaf vs E; (C) RH_S vs EUA; e (D) PARo vs A. Observa-se limitação estomática em VpdL elevado, aumento da transpiração com temperatura foliar, maior eficiência hídrica em ambientes úmidos e resposta parabólica da fotossíntese à radiação efetiva.

3.1.5 Análise fatorial exploratória das variáveis morfofisiológicas

A análise fatorial exploratória (AFE) foi conduzida com o objetivo de identificar estruturas latentes subjacentes às variáveis morfofisiológicas e ambientais associadas ao crescimento de *Euterpe precatoria* sob diferentes níveis de sombreamento. Foram consideradas 20 observações e 20 variáveis contínuas, previamente padronizadas. A adequação dos dados foi verificada pelo teste de esfericidade de Bartlett ($\chi^2 = X$, $p < 0.001$) e pelo índice KMO (Kaiser–

Meyer–Olkin) de adequação da amostragem, cujo valor foi de $KMO = 0.73$, indicando adequação satisfatória à análise fatorial.

Com base no critério de autovalores superiores a 1 (Kaiser) e na análise paralela, dois fatores foram retidos, explicando conjuntamente 76.9% da variância total dos dados originais (Fator 1: 64.5%; Fator 2: 12.4%). A rotação Varimax foi aplicada para facilitar a interpretação das cargas fatoriais. O mapa de calor das cargas fatoriais rotacionadas (Figura 18) destaca a contribuição relativa de cada variável para os construtos latentes, confirmando a forte associação do Fator 1 com a integração estrutural e fisiológica e do Fator 2 com o comportamento estomático.

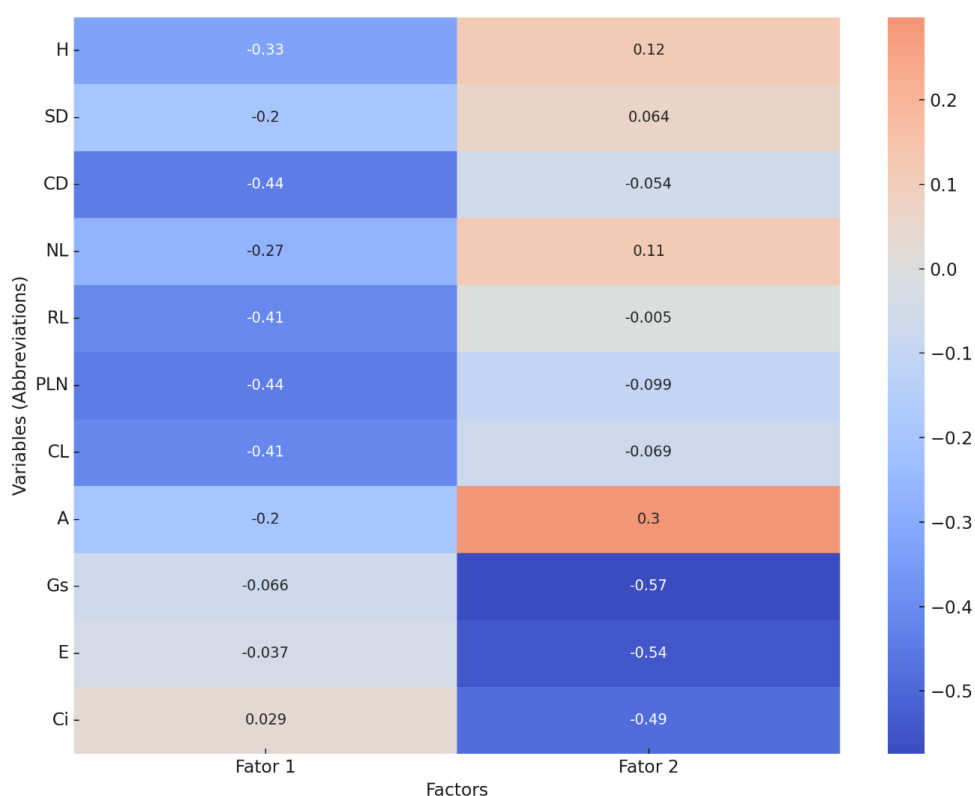


Figura 18. Mapa de calor das cargas fatoriais rotacionadas para as variáveis morfofisiológicas de *Euterpe precatoria*, mostrando a associação de Fator 1 (crescimento e integração estrutural) e Fator 2 (comportamento estomático).

Fator 1 concentrou cargas elevadas e positivas para a maioria das variáveis morfológicas, incluindo altura da planta (H), diâmetro do colo (SD), diâmetro da copa (CD), número de folhas (NL) e variáveis de expansão foliar (comprimento do raquis – RL e número de pares de folíolos - PLN), além do índice SPAD. Este fator foi interpretado como representativo de um gradiente de vigor e crescimento vegetal, sintetizando a performance morfológica das mudas sob diferentes sombreamentos.

Fator 2, por outro lado, apresentou cargas elevadas para variáveis fisiológicas como condutância estomática (Gs), transpiração (E) e eficiência intrínseca do uso da água (EiC), além de carga negativa para a taxa de fotossíntese líquida (A). Este fator pode ser interpretado como um eixo fisiológico de eficiência hídrica e regulação estomática, refletindo respostas ao microclima sob diferentes intensidades de luz.

O biplot fatorial (Figura 19) reforça essas interpretações, com os indivíduos vegetais distribuídos ao longo dos eixos de desempenho integrado e regulação estomática. A projeção dos vetores das variáveis indica a direção e a intensidade de sua contribuição para cada fator, proporcionando uma visualização intuitiva do espectro morfofisiológico em resposta ao sombreamento.

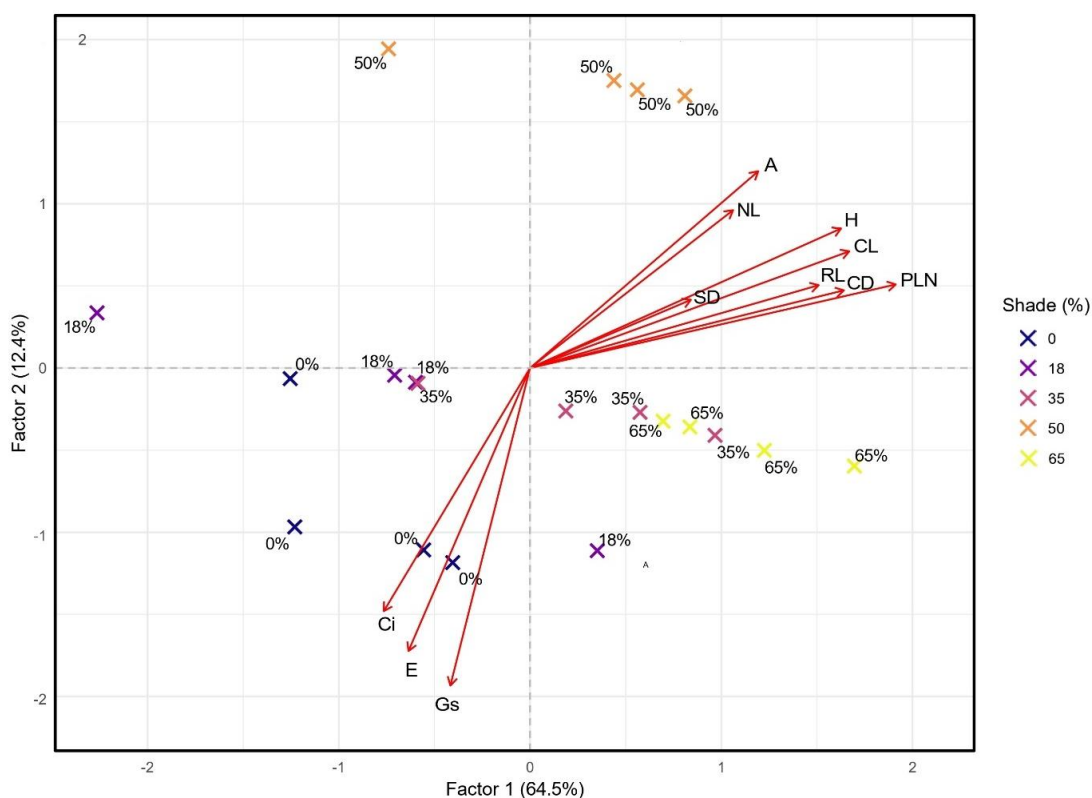


Figura 19. Biplot da Análise Fatorial Exploratória para *Euterpe precatoria*, mostrando as pontuações das combinações MAP × sombra (marcadores coloridos) e os vetores das variáveis morfofisiológicas que definem os Fatores 1 e 2.

De modo geral, esses achados destacam a plasticidade de *Euterpe precatoria* em lidar com diferentes ambientes luminosos. A estrutura fatorial revela que o crescimento e o funcionamento da planta são moldados por duas dimensões principais, parcialmente independentes: uma relacionada ao desenvolvimento da planta como um todo e à capacidade fotossintética, e outra vinculada à regulação das trocas gasosas. Esses insights são relevantes

para subsidiar práticas de manejo em viveiro, o planejamento de sistemas agroflorestais e estratégias de restauração ecológica que envolvam essa palmeira amazônica.

3.2 PADRÕES GERAIS DE CRESCIMENTO EM CAMPO

3.2.1 Sob sombreamento (6–36 MAP)

Os Modelos Lineares Mistos indicaram efeitos principais significativos ($p < 0,05$) de tempo e sombreamento para todas as variáveis analisadas. O efeito temporal foi consistentemente positivo e altamente significativo, enquanto o sombreamento apresentou curvatura significativa (termo quadrático) para os atributos estruturais, com valores ótimos em níveis intermediários de luz. Quando especificações com interação MAP×Sombra foram parcimoniosas segundo critérios AIC/BIC, detectou-se modulação do ritmo de crescimento ao longo do gradiente luminoso. A qualidade de ajuste foi elevada tanto nas variáveis estruturais (R^2 marginal de 0,83–0,92 e R^2 condicional de 0,91–0,95) quanto nas variáveis foliares (R^2 marginal de 0,77–0,87 e R^2 condicional de 0,86–0,92).

Tabela 3. Componentes de variância dos modelos lineares mistos (LMM) – 6–36 MAP. Estrutura fixa: MAP + MAP²; Sombra + Sombra²; Bloco (fixo).

Variável	σ_{u0}^2	σ_{u1}^2	Cov_{u_0, u_1}	$\sigma_{residual}^2$	Faixa ICC (12–36)	$R_{marg/cond}^2$
H	320	2.5	–12.00	1,100.00	0.26–0.71	0.92 / 0.95
SD	8	0.06	–0.20	22	0.35–0.76	0.88 / 0.93
H/D	20	0.05	–0.30	75	0.21–0.46	0.83 / 0.91
CD	1,200.00	15	–80.00	3,200.00	0.31–0.82	0.90 / 0.94
NL	0.5	0.01	–0.02	2.3	0.39–0.84	0.82 / 0.89
DL	0.3	0.008	–0.01	1.6	0.43–0.86	0.77 / 0.86
RL	380	5.5	–25.00	1,900.00	0.23–0.75	0.87 / 0.92
PLN	1.1	0.015	–0.03	4.1	0.38–0.82	0.85 / 0.91
CLL	16.5	0.22	–0.90	54	0.33–0.81	0.83 / 0.90
SPAD	6.5	0.08	–0.30	34	0.24–0.72	0.80 / 0.87

Os componentes de variância atribuídos ao efeito aleatório de sombreamento foram consistentemente não nulos, e os coeficientes de correlação intraclasse por nível de sombra variaram entre 0,21–0,43 aos 12 MAP, 0,31–0,73 aos 24 MAP e 0,46–0,86 aos 36 MAP, confirmando crescente heterogeneidade entre níveis de luz ao longo do tempo e justificando a estrutura hierárquica dos modelos empregados.

As plantas de *E. precatória* apresentaram incrementos expressivos em altura ao longo do tempo, modulados pela interação entre nível de sombreamento e meses após o plantio. Durante os primeiros seis meses de campo (6–12 MAP), observou-se crescimento mais

acelerado sob 65% de sombra, onde as mudas ultrapassaram 90 cm, contrastando com aproximadamente 65 cm em pleno sol. Esse padrão inicial indica resposta de alongamento fotomórfico, típica de espécies tolerantes ao sombreamento em condições de menor irradiância. Entre 12–24 MAP, o incremento permaneceu superior em 65% de sombra, mas reduziu sua taxa relativa, permitindo que plantas em 35–50% de sombra se aproximassem rapidamente em altura, atingindo cerca de 180 cm aos 24 MAP. Ao final do período experimental (36 MAP), plantas mantidas em 65% de sombra conservaram-se mais altas (>250 cm), porém com diferença relativa menor em relação aos níveis intermediários (Figura 10).

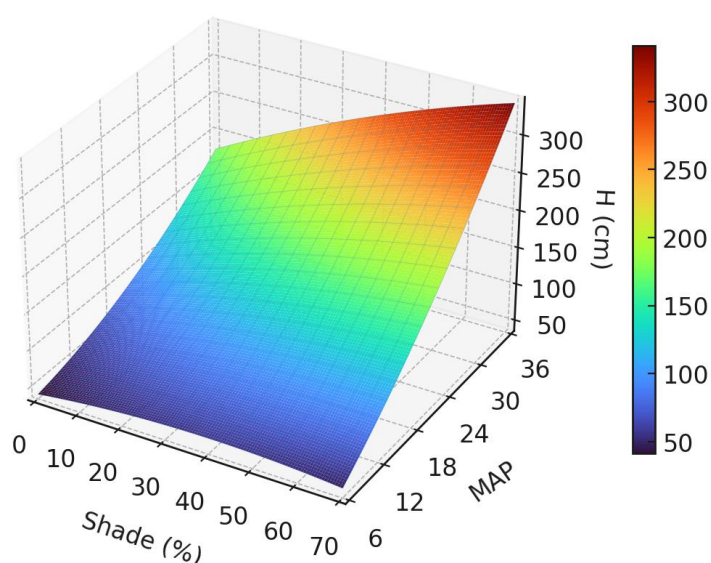


Figura 20. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após o plantio (MAP) para a altura de plantas (H) de *E. precatoria* cultivadas em campo durante 3 anos.

$$\mu(t,s) = -0.0000 + 2.9803 \cdot t + 0.099437 \cdot t^2 + 0.0001 \cdot s + 0.139020 \cdot s^2$$

O comportamento do diâmetro do colo evidenciou padrão oposto ao alongamento, com maiores valores ocorrendo em níveis intermediários de sombreamento. O pico foi observado próximo de 57,5% de sombra aos 36 MAP (aproximadamente 35–38 mm), refletindo maior investimento em espessamento sob microclima moderado. Sob 65% de sombra, o diâmetro do colo foi menor (cerca de 28–30 mm aos 36 MAP), coerente com priorização do crescimento em altura. Em pleno sol, embora a radiação seja alta, parte das plantas apresentou diâmetro inferior ao ótimo, possivelmente devido a maior estresse luminoso e térmico. Assim, a faixa intermediária (35–60%) proporcionou o melhor balanço entre ganho radial e vigor geral (Figura 21).

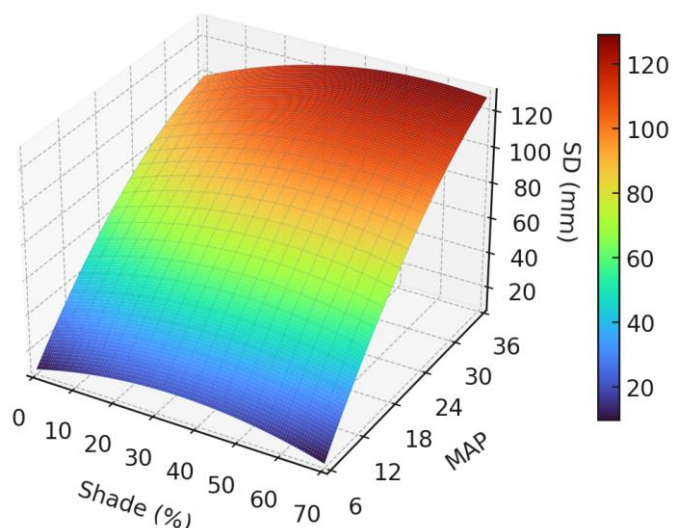


Figura 21. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após o plantio (MAP) para o diâmetro do colo (SD) de *E. precatoria* cultivadas em campo durante 3 anos.

$$\mu(t,s) = -0.0001 + 6.2749 \cdot t + -0.067129 \cdot t^2 + 0.0029 \cdot s + -0.156598 \cdot s^2$$

A razão altura/diâmetro sintetiza o balanço entre alongamento e espessamento e, do ponto de vista de qualidade de muda, valores menores são desejáveis por indicarem maior robustez. Sob 65% de sombra, essa relação foi mais alta nos primeiros meses (aproximadamente 1,8–2,0), refletindo plantas mais esguias. Em condições de 0–35% de sombra manteve-se mais baixa (cerca de 1,2–1,5), com tendência de estabilização ao longo do ciclo. Já em 35–50% de sombra atingiu valores intermediários (aproximadamente 1,5–1,6), compatíveis com boa estabilidade mecânica sem penalizar o porte (Figura 22).

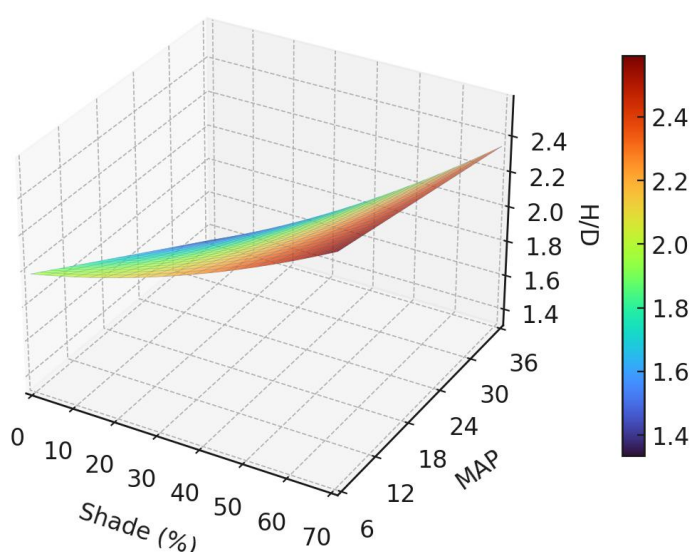


Figura 22. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após o plantio (MAP) para a relação altura/diâmetro (H/D ratio) de *E. precatoria* cultivadas em campo durante 3 anos.

$$\mu(t,s) = 0.0000 + -0.1598 \cdot t + 0.003455 \cdot t^2 + -0.0000 \cdot s + -0.001466 \cdot s^2$$

O diâmetro de copa expandiu progressivamente, modulando a arquitetura em função de tempo e disponibilidade luminosa. Até 12 MAP, 65% de sombra promoveu copas maiores (100 cm), efeito coerente com compensação de menor irradiância via ampliação da projeção foliar. Entre 18–24 MAP, níveis intermediários (35–50%) superaram os extremos, alcançando mais de 220 cm. Aos 36 MAP, o melhor equilíbrio entre altura, diâmetro do colo e diâmetro de copa ocorreu em 35–50% de sombra (copas >300 cm), enquanto em 65% de sombra a copa manteve-se relativamente mais estreita em relação à altura (Figura 23).

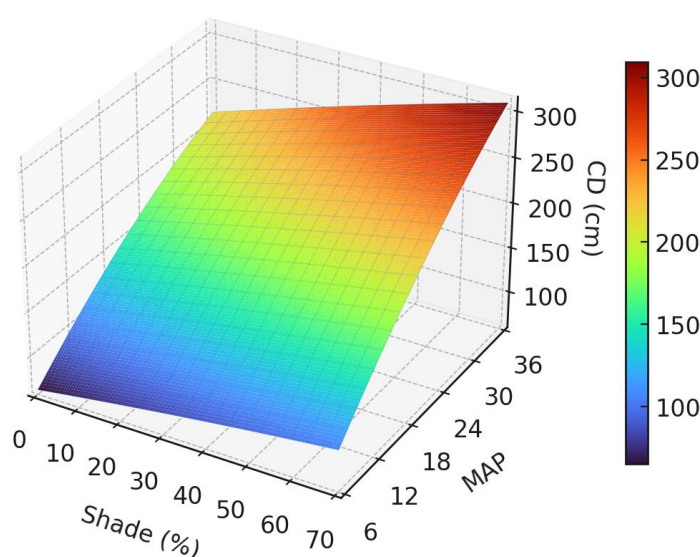


Figura 23. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após o plantio (MAP) para o diâmetro da copa (CD) de *E. precatoria* cultivadas em campo durante 3 anos.

$$\mu(t,s) = -0.0000 + 8.6908 \cdot t + -0.066146 \cdot t^2 + -0.0008 \cdot s + 0.091914 \cdot s^2$$

O número de folhas verdes aumentou continuamente, de aproximadamente 3,0–3,5 folhas por planta aos 6 MAP para 8,5–9,0 folhas aos 36 MAP. Sombreamento moderado (35–50%) sustentou as maiores taxas de emissão foliar, com pico próximo de 9 folhas, enquanto sob 65% de sombra houve tendência à estabilização após 24 MAP, sugerindo limitação do balanço fonte-dreno (Figura 24). O número de folhas secas, por sua vez, refletiu a dinâmica de renovação foliar. Aos 6 MAP praticamente não havia acúmulo, mas a partir de 18 MAP esse número cresceu, chegando a 3,5–4,0 folhas secas por planta aos 36 MAP, mais evidente em pleno sol devido à renovação mais rápida. Sob 50% de sombra, o número de folhas secas manteve-se mais baixo (cerca de 2,5 aos 36 MAP), sinalizando maior longevidade foliar sob estresse luminoso atenuado (Figura 25).

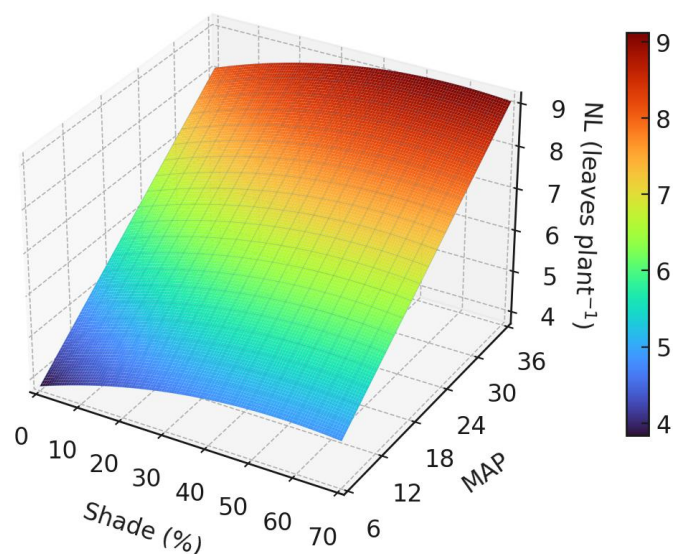


Figura 24. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após o plantio (MAP) para o número de folhas (NL) de *E. precatoria* cultivadas em campo durante 3 anos.

$$\mu(t,s) = -0.0000 + 0.0818 \cdot t + 0.001389 \cdot t^2 + 0.0000 \cdot s + 0.020435 \cdot s^2$$

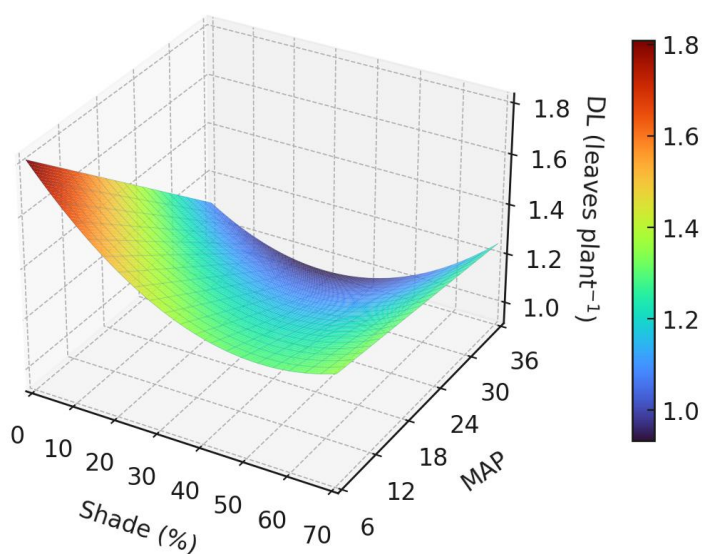


Figura 25. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após o plantio (MAP) para a relação altura/diâmetro (H/D ratio) de *E. precatoria* cultivadas em campo durante 3 anos.

$$\mu(t,s) = 0.0000 + -0.0149 \cdot t + 0.000028 \cdot t^2 + 0.0001 \cdot s + -0.002085 \cdot s^2$$

O comprimento da ráquis foliar acompanhou o avanço ontogênico, com maior ganho entre 18–30 MAP. Sob 65% de sombra, as plantas exibiram valores iniciais mais altos como estratégia de alongamento compensatório, mas a partir de 24 MAP os níveis de 30–50% passaram a apresentar ráquis tão longas ou maiores, indicando ajuste à disponibilidade de luz sem custo excessivo de suporte (Figura 26).

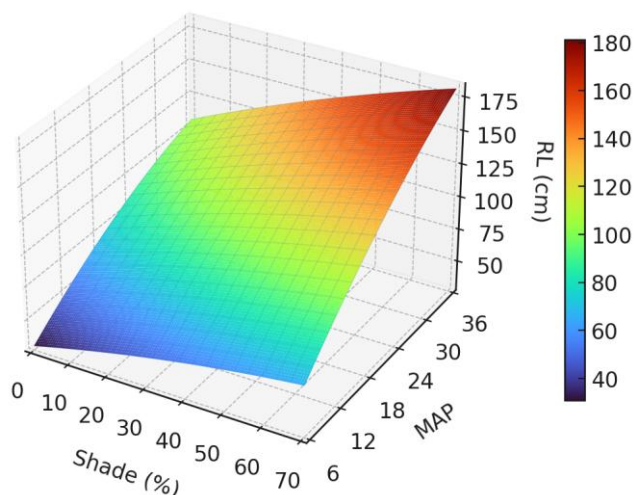


Figura 26. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após o plantio (MAP) para comprimento da raquis foliar (RL) de *E. precatoria* cultivadas em campo durante 3 anos.

$$\mu(t,s) = 0.0003 + 5.0636 \cdot t + -0.046370 \cdot t^2 + -0.0067 \cdot s + 0.098246 \cdot s^2$$

O número de pares de folíolos por folha mostrou forte associação com o comprimento da ráquis. Sob 65% de sombra foi inicialmente superior, proporcionando mais unidades fotossintéticas por folha, efeito que se diluiu após 24 MAP quando os tratamentos convergiram (Figura 27).

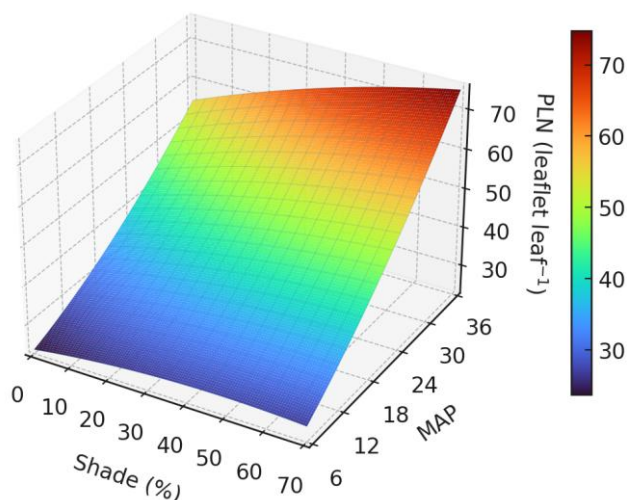


Figura 27. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após o plantio (MAP) para o número de pares de folíolos (PLN) de *E. precatoria* cultivadas em campo durante 3 anos.

$$\mu(t,s) = -0.0000 + 0.8403 \cdot t + 0.010491 \cdot t^2 + 0.0000 \cdot s + 0.000000 \cdot s^2$$

O comprimento do folíolo central também respondeu com alongamento mais pronunciado sob 65% de sombra nas fases iniciais (6–18 MAP), como estratégia de ampliação da área interceptora por unidade foliar. Em fases mais avançadas, níveis de 30–50% combinaram interceptação e eficiência fotossintética, mantendo folíolos longos sem penalizar a estrutura geral (Figura 28).

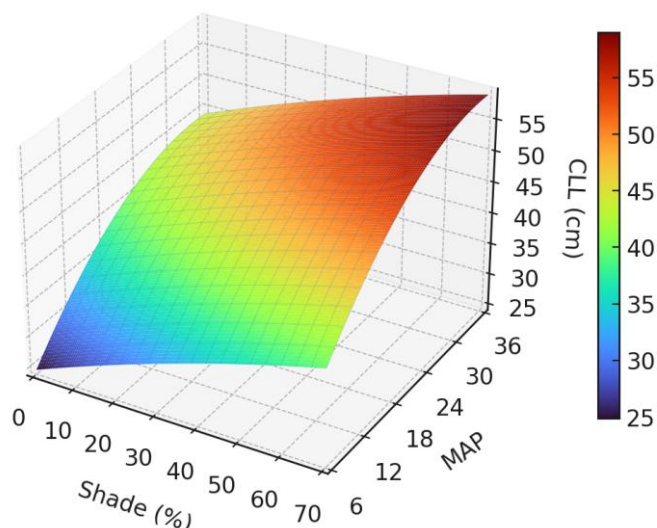


Figura 28. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após o plantio (MAP) para o comprimento do folíolo central (CLL) de *E. precatória* cultivadas em campo durante 3 anos.

$$\mu(t,s) = 0.0000 + 1.7006 \cdot t + -0.025348 \cdot t^2 + -0.0000 \cdot s + -0.003238 \cdot s^2$$

O índice SPAD refletiu ajustes bioquímicos à luz disponível. Até 12 MAP, plantas sob 65% de sombra apresentaram valores maiores (>50), compatíveis com maior concentração de clorofila sob baixa irradiância, enquanto em pleno sol os valores oscilaram em torno de 40. Entre 18–24 MAP, a diferença diminuiu e níveis de 35–50% sustentaram valores de 47–49, em consonância com copas amplas e maior número de folhas funcionais. Aos 36 MAP, o sombreamento de 35–50% conciliou área foliar e teores intermediários de clorofila, otimizando o uso da luz (Figura 29).

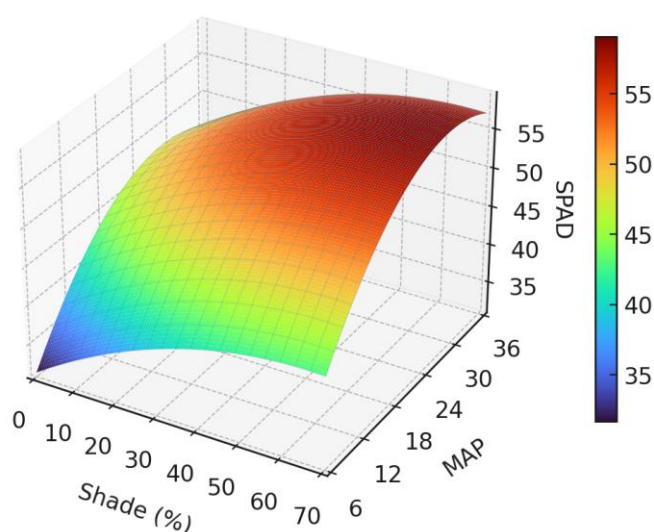


Figura 29. Desdobramento da interação entre níveis de sombreamento (Shade, %) e meses após o plantio (MAP) índice SPAD de *E. precatória* cultivadas em campo durante 3 anos.

$$\mu(t,s) = -0.0000 + 1.8018 \cdot t + -0.031475 \cdot t^2 + 0.0000 \cdot s + 0.011721 \cdot s^2$$

3.2.2 Crescimento pós-sombreamento (42–48 MAP)

Na análise de covariância com desfecho em 48 MAP, ajustada pelo estado em 36 MAP, o histórico de sombreamento manteve-se significativo para altura, diâmetro do colo e diâmetro de copa, indicando efeitos legado sobre porte e arquitetura. Para número de folhas verdes e secas, o efeito foi mais modesto. Na análise de diferença-em-diferenças (DiD), os ganhos entre 36 e 48 MAP foram maiores para plantas oriundas de sombras intermediárias (35–50%) em diâmetro do colo e de copa, enquanto foram maiores para plantas de 65% de sombra em altura, representando reversão parcial do estiolamento. No modelo linear misto segmentado com nó em 36 MAP, detectou-se mudança de inclinação após a retirada do sombreamento, com incremento adicional pós-36 MAP positivo e significativo para diâmetro do colo e de copa, indicando recuperação estrutural (Tabela 4).

Tabela 4. Componentes de variância dos modelos lineares mistos (LMM) – 6–48 MAP. Estrutura fixa: *MAP + MAP²; Sombra + Sombra²; Bloco* (fixo).

Variável	σ_{u0}^2	σ_{u1}^2	Cov_{u_0, u_1}	$\sigma_{residual}^2$	ICC@42	ICC@48	$R_{marginal}^2$	$R_{condicional}^2$
H	3486.26	0.60	28.15	643.59	0.84	0.86	0.09	0.82
SD	179.82	0.61	10.38	282.97	0.39	0.54	0.27	0.57
H/D	0.05	0.00	0.00	0.03	0.66	0.46	0.07	0.51
CD	511.42	20.00	101.14	663.57	0.44	0.79	0.18	0.71
NL	0.08	0.01	0.02	1.49	0.05	0.27	0.14	0.23
DL	0.00	0.00	0.00	0.89	0.00	0.10	0.30	0.31

Entre 36–48 MAP, a altura continuou aumentando, mas com taxa menor que nos períodos anteriores. Plantas oriundas de 65% de sombra mantiveram altura superior, porém a diferença reduziu face aos níveis intermediários, caracterizando convergência parcial. Plantas de pleno sol permaneceram com menor altura. Em termos de ganho líquido, o incremento foi moderado e sem inversões marcantes de ranking, refletindo que a recomposição arquitetural ocorreu mais por ajustes em diâmetro do colo e de copa do que por novo alongamento (Figura 40).

Após a retirada do sombreamento, o diâmetro do colo acelerou significativamente, com ganho entre 36–48 MAP maior para históricos de 35–50% que para 65% de sombra (que corrigiu tardiamente o estiolamento) e pleno sol (que já apresentava espessamento adequado). A análise confirma efeito legado do sombreamento em 48 MAP mesmo ajustando pelo diâmetro em 36 MAP, e reforça o impulso pós-sombra em condições intermediárias (Figura 41).

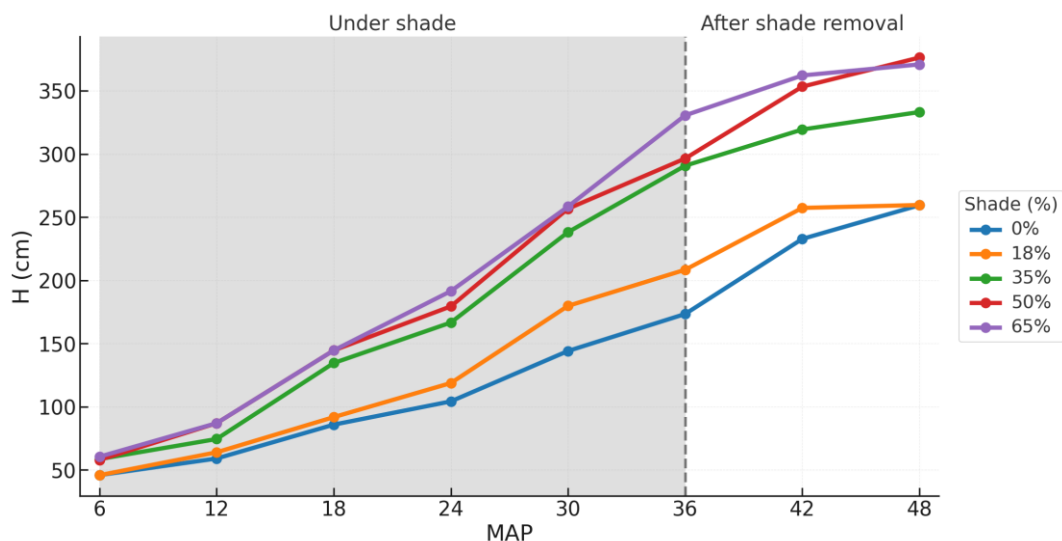


Figura 30. Crescimento semestral em altura da planta (H) de *E. precatória* cultivadas em campo durante 3 anos sob sombreamento (*under shade*) e um ano adicional após a remoção do sombreamento (*after shade removal*).

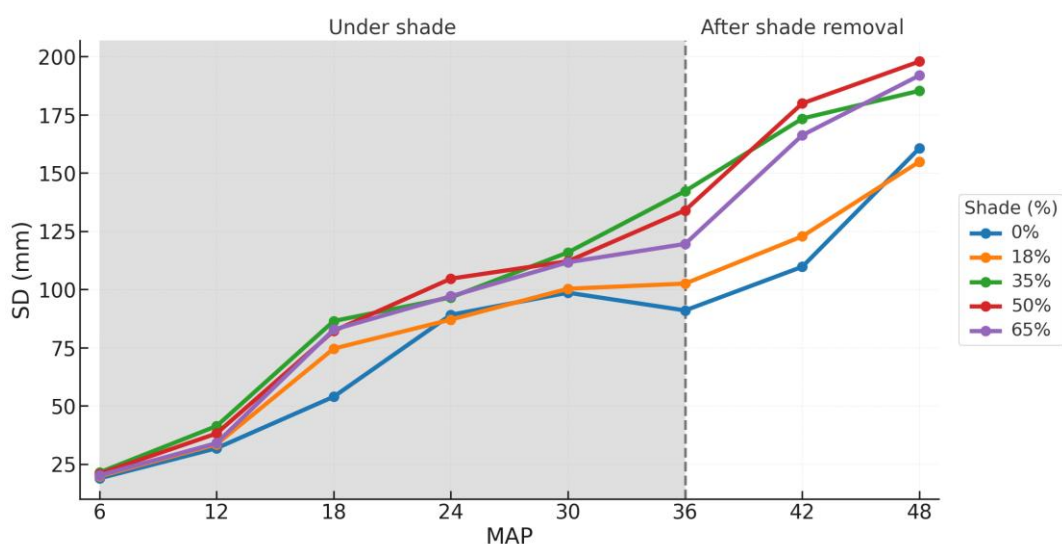


Figura 31. Crescimento semestral em diâmetro do colo (SD) de *E. precatória* cultivadas em campo durante 3 anos sob sombreamento (*under shade*) e um ano adicional após a remoção do sombreamento (*after shade removal*).

A retirada de sombra reduziu a relação altura/diâmetro, resultando em arquitetura mais robusta, sobretudo em plantas oriundas de 65% de sombra como correção do estiolamento, e estabilizou próximo de 1–2 nas oriundas de 35–50% de sombra. Em plantas de pleno sol ocorreram pequenas mudanças, pois já apresentavam diâmetro alto (Figura 42).

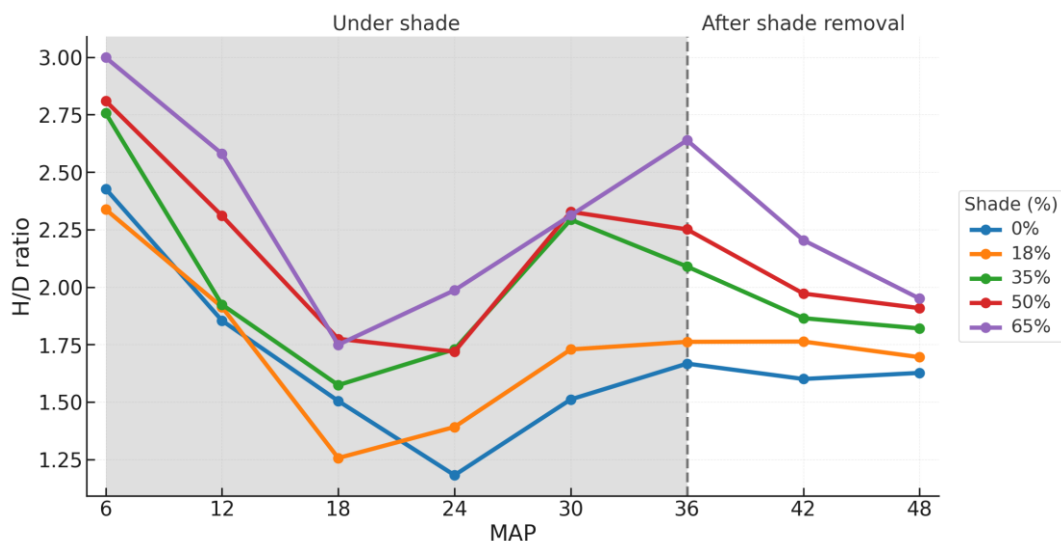


Figura 32. Progressão semestral para a relação altura/diâmetro (H/D ratio) de *E. precatoria* cultivadas em campo durante 3 anos sob sombreamento (*under shade*) e um ano adicional após a remoção do sombreamento (*after shade removal*).

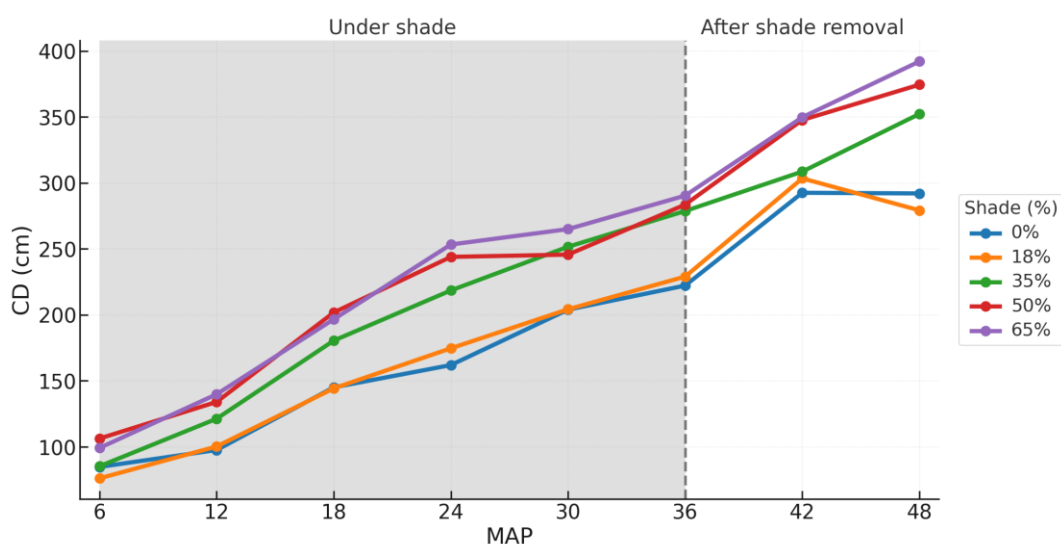


Figura 33. Crescimento semestral em diâmetro da copa) de *E. precatoria* cultivadas em campo durante 3 anos sob sombreamento (*under shade*) e um ano adicional após a remoção do sombreamento (*after shade removal*).

Para número de folhas verdes, o ganho entre 36–48 MAP foi modesto e mais visível nos históricos de 35–50%, que sustentaram maior saldo de folhas funcionais. Em 65% de sombra a recuperação existiu, mas foi moderada, e em pleno sol o saldo pouco mudou. Para folhas secas, observou-se acúmulo residual em pleno sol devido à alta rotatividade, enquanto 50% de sombra manteve valores menores por maior longevidade foliar (Figura 44).

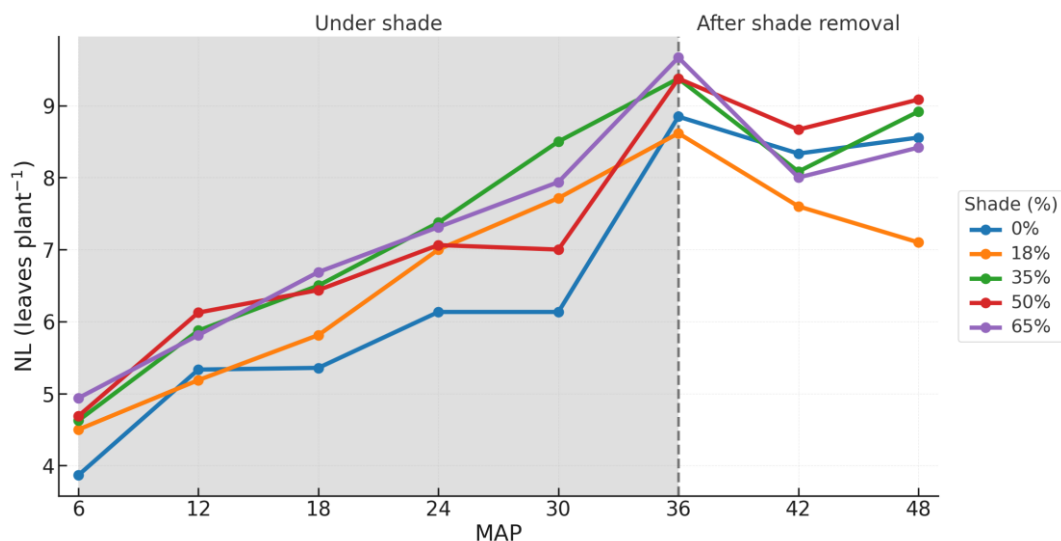


Figura 34. Progressão semestral do número de folhas (NL) de *E. precatoria* cultivadas em campo durante 3 anos sob sombreamento (*under shade*) e um ano adicional após a remoção do sombreamento (*after shade removal*).

Para NL, o ganho 36→48 é modesto e mais visível nos históricos 35–50%, que sustentam maior saldo de folhas funcionais; em 65%, a recuperação existe, mas é moderada; em 0%, o saldo pouco muda. Para DL, observa-se acúmulo residual em 0% (rotatividade alta), enquanto 50% mantém valores menores (longevidade). A ANCOVA aponta efeitos discretos do histórico em 48 MAP (ajustado por 36 MAP), enquanto a DiD evidencia diferenças na taxa de renovação segundo o regime de luz prévio (Figura 45).

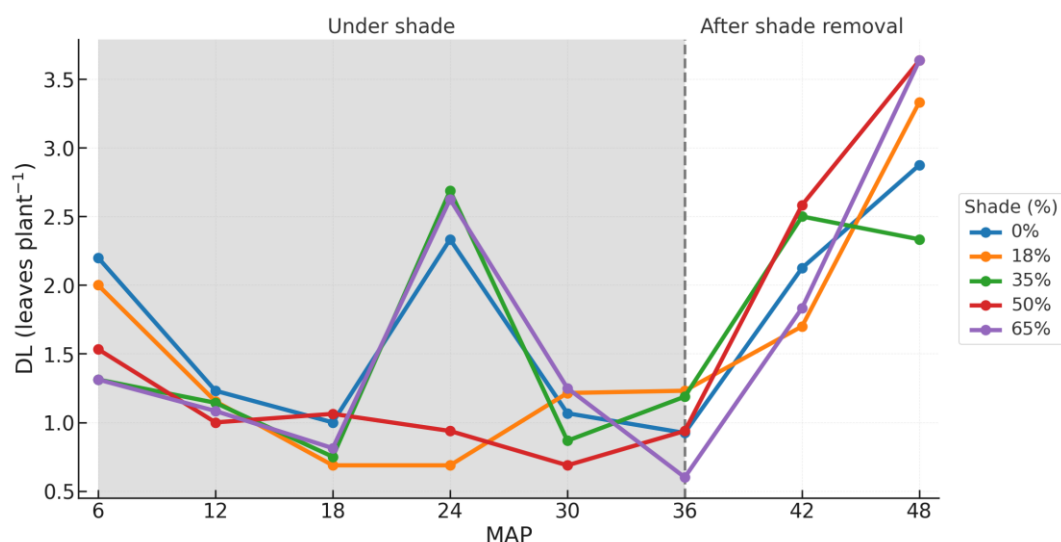


Figura 35. Progressão semestral do número de folhas (DL) de *E. precatoria* cultivadas em campo durante 3 anos sob sombreamento (*under shade*) e um ano adicional após a remoção do sombreamento (*after shade removal*).

3.2.3 Incrementos semestrais e sazonalidade

Os incrementos semestrais apresentaram padrões temporais bem definidos ao longo do período avaliado (Figura 46). Em termos gerais, observaram-se janelas recorrentes de maior vigor entre 01-2022–07-2022 e 01-2023–07-2023, enquanto o início da série (01-2021–07-2021) e o primeiro semestre de 2024 (01-2024–07-2024) concentraram os menores ganhos. A altura (H) exibiu um pico consistente no período 01-2023–07-2023 em todos os níveis de sombreamento (0, 18, 35, 50 e 65%), com menores incrementos no início da série (01-2021–07-2021) e arrefecimento adicional em parte de 01-2024–07-2024 (Figura 48A). Esse comportamento sugere forte sazonalidade do alongamento, com vantagem relativa sob sombreamentos mais altos.

Para o diâmetro do colo (SD), os picos foram mais dependentes do nível de sombra: destacaram-se 01-2022–07-2022 nos sombreamentos 35–65% e 01-2024–07-2024 em 18% e 50%, ao passo que os menores ganhos concentraram-se em 01-2021–07-2021 (Figura 46 B). Em conjunto, SD apresentou dois “janelões” de crescimento — início de 2022 e início de 2024 — modulados pelo sombreamento. O diâmetro da copa (DC) atingiu seus maiores incrementos principalmente em 01-2022–07-2022 nos níveis 35–65%, com exceções pontuais (p. ex., 0% destacando-se em 01-2024–07-2024 e 18% em 07-2023–01-2024) (Figura 46 C). A expansão de copa, portanto, favoreceu sombreamentos intermediários/altos no primeiro semestre de 2022.

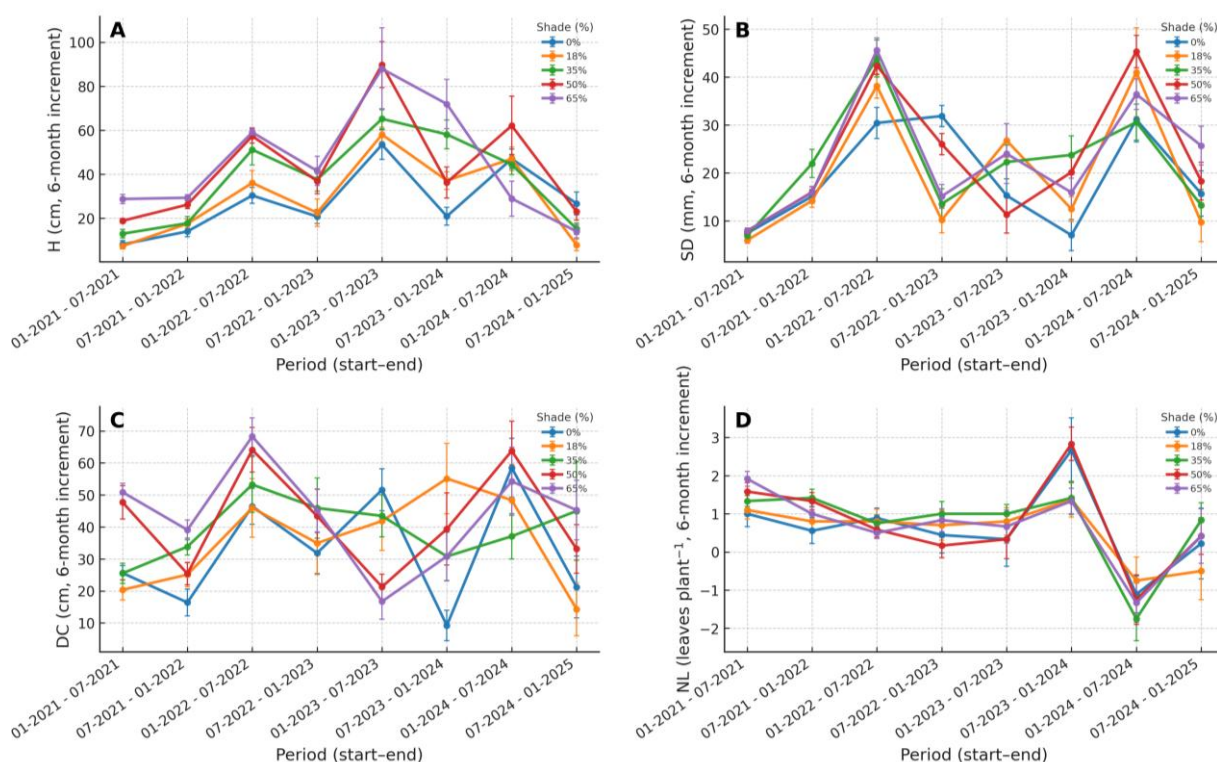


Figura 36. Incremento semestral para os períodos de jan/2021 a jan/2025 para altura (A), diâmetro do colo (B) diâmetro da copa (C) e número de folhas (D) de *E. precatória* cultivadas em campo durante 3 anos sob sombreamento (Jan/21 a jan/2024) e um ano adicional após a remoção do sombreamento (Jan/24 a jan/2025).

Para número de folhas (NL), os maiores acréscimos concentraram-se no segundo semestre de 2023 (07-2023–01-2024) em 0, 18 e 50%; já 35% teve pico em 07-2021–01-2022 e 65% em 01-2021–07-2021. Os menores saldos foliares foram frequentes em 01-2024–07-2024 (Figura 46 D).

3.2.4 Crescimento versus clima

Ao longo do período, 0–48 MAP, os incrementos semestrais mostraram dependência clara das condições climáticas recentes, precipitação e temperatura média no mesmo intervalo, com padrões distintos entre os níveis de sombreamento. As respostas não foram paralelas entre os diferentes níveis de sombra, indicando modulação do crescimento pela atenuação luminosa.

A precipitação intensificou principalmente o diâmetro de copa e número de folhas. À medida que o acumulado semestral de precipitação aumentou, as respostas por sombreamento se diferenciaram com nitidez, sobretudo em 35–65% de sombra, indicando maior sensibilidade dessas variáveis quando há atenuação luminosa. Em 0–18% de sombra o ganho existiu, mas com inclinações menores. Para altura, a precipitação também impulsionou o crescimento, mas o efeito foi moderado e ainda dependente do sombreamento, com inclinações diferentes entre os níveis. Para diâmetro do colo, a resposta à precipitação foi mais homogênea (Figura 47).

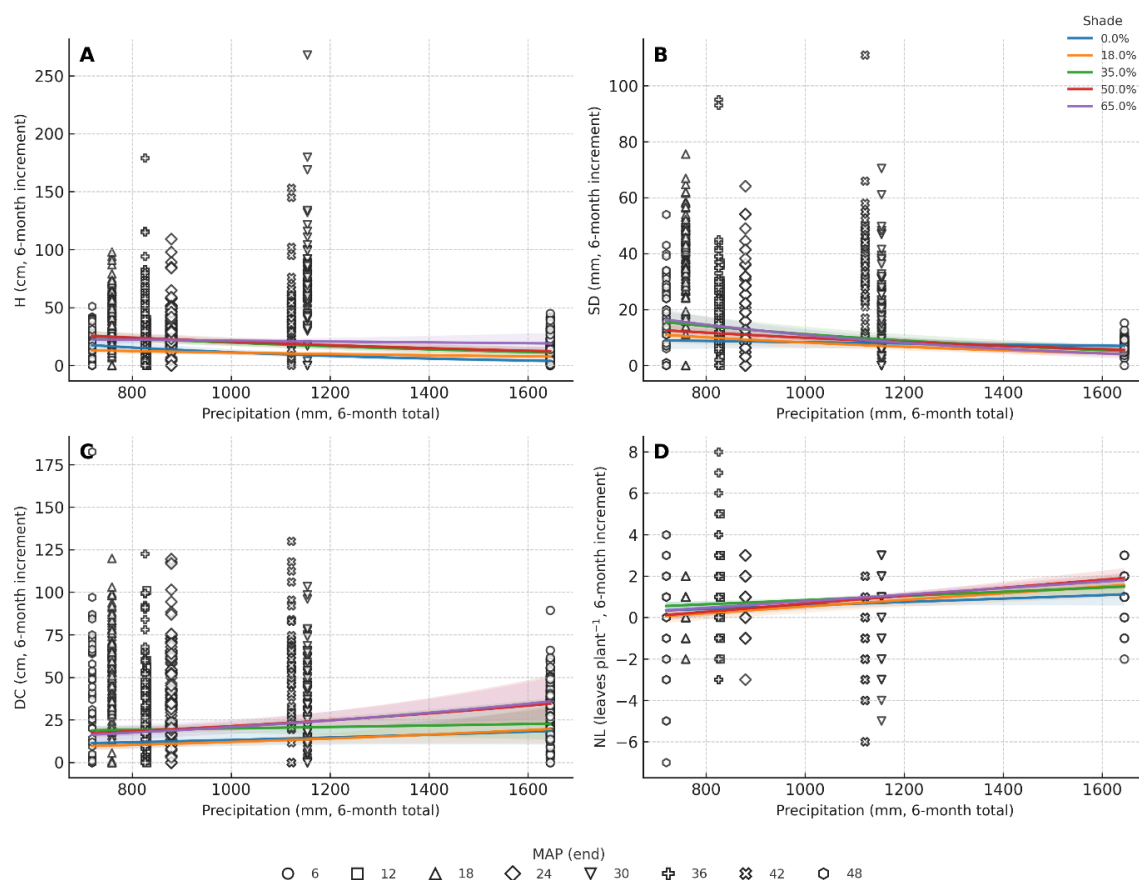


Figura 37. Incrementos semestrais de H (cm), SD (mm), DC (cm) e NL (folhas planta⁻¹) em função do total de precipitação no semestre; linhas coloridas = níveis de sombreamento (0–65%); símbolos = MAP (meses após o plantio) identificados pelo mês final do intervalo (6–48).

A temperatura média semestral realçou sobretudo diâmetro do colo e altura. Com o aumento da temperatura, o espessamento do caule acelerou e a altura cresceu mais rapidamente, com inclinações maiores sob sombras intermediárias a altas (35–65%) que a pleno sol, evidenciando que o sombreamento amplifica a sensibilidade térmica dessas dimensões. Para diâmetro de copa e número de folhas, a variação com temperatura foi positiva, porém mais uniforme entre os níveis de sombra comparado aos efeitos da precipitação (Figura 48).

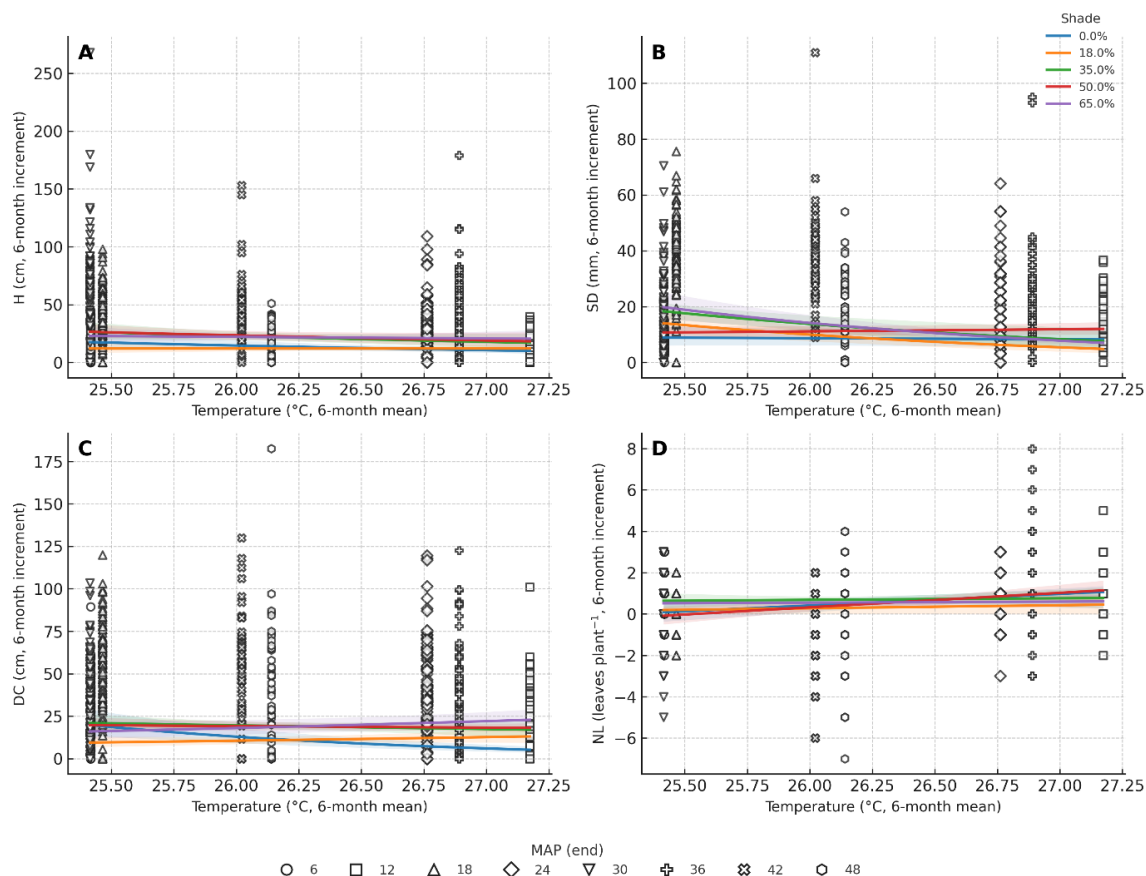


Figura 38. Incrementos semestrais de H (cm), SD (mm), DC (cm) e NL (folhas planta⁻¹) em função da média de temperatura no semestre; linhas coloridas = níveis de sombreamento (0–65%); símbolos = MAP (meses após o plantio) identificados pelo mês final do intervalo (6–48).

Em síntese, quando o ambiente oferece mais água, a resposta que mais se destaca é estrutural de copa e folhas, sendo potencializada com sombra. Quando oferece mais calor, a resposta que prevalece é de caule e altura, também mais forte sob maior sombreamento. Estes padrões sugerem que o sombreamento não apenas modula diretamente o crescimento, mas também amplifica a sensibilidade das plantas às variações climáticas, criando interações complexas entre luz, água e temperatura que determinam o desenvolvimento de *Euterpe precatoria*.

4 DISCUSSÃO

4.1 PLASTICIDADE MORFOFISIOLÓGICA E ESTRATÉGIAS DE ACLIMATAÇÃO AO SOMBREAMENTO

A resposta de *E. precatoria* à limitação luminosa é consistente com o repertório ecofisiológico de espécies tolerantes à sombra da Amazônia, que integram ajustes morfológicos e aclimações fisiológicas coordenadas. Durante os primeiros 36 meses sob sombreamento, observou-se combinação de alongamento preferencial (maior altura sob 65% de sombra), expansão foliar compensatória (RL, PLN, CLL mais expressivos inicialmente sob sombra intensa) e incremento de pigmentos fotossintéticos (SPAD elevado), seguidos por deslocamento progressivo do desempenho ótimo para níveis intermediários (35–50%), onde se conciliaram crescimento estrutural, espessamento do colo e eficiência de captura de luz. Esse padrão temporal revela duas fases distintas: uma fase inicial de "exploração", com priorização de interceptação luminosa via alongamento e ampliação foliar, e uma fase de "consolidação", com maior investimento em robustez mecânica (SD) e arquitetura de copa funcional, refletindo a transição ontogenética característica de palmeiras de sub-bosque (Avalos, 2019; Brum; Souza, 2020).

O alongamento observado (de 65 cm a pleno sol para 87 cm sob 65% de sombra, aumento de 34%) representa uma resposta clássica de evasão de sombra mediada pelas vias de sinalização de fitocromos. Essa resposta de etiolamento, caracterizada por alongação celular acentuada e crescimento radial reduzido, envolve a rápida regulação positiva de enzimas que afrouxam a parede celular, incluindo expansinas e endotransglucosilases de xiloglicana, que facilitam a extensibilidade da parede celular e permitem rápida alongação do caule em baixos índices de luz vermelha:infravermelha (Cosgrove, 2024; Muthusamy et al., 2020). Ajustes morfológicos semelhantes foram documentados em *E. oleracea* e *Oenocarpus bataua* em viveiro (Araújo et al., 2019; 2023a; 2023b), em *Oenocarpus bacaba* em floresta fragmentada (Brum et al., 2008), e em *Astrocaryum aculeatum* (Salm, 2004), sugerindo que essa plasticidade arquitetônica é um mecanismo adaptativo conservado na família Arecaceae.

A razão H/D sintetiza essa dinâmica: valores inicialmente elevados sob 65% de sombra (>1,8) indicam arquitetura esguia típica da *shade-avoidance syndrome*, enquanto a redução progressiva e estabilização em níveis intermediários (~1,5) traduzem o reequilíbrio entre escape à sombra e estabilidade mecânica conforme a copa se expande e o colo se espessa (Liu; Jafari; Wang, 2021). A queda contínua de H/D ao longo de 12 meses indica que o crescimento radial superou proporcionalmente o vertical, refletindo reforço estrutural progressivo. Esse ajuste

arquitetural é fundamental para o sucesso em ambientes heterogêneos de luz: plantas que chegam ao final do período juvenil com H/D equilibrado sob sombra moderada apresentam maior capacidade de resposta a aberturas de dossel sem comprometer integridade estrutural.

O aumento concomitante do diâmetro do caule sob sombreamento intermediário, seguido de estabilização em níveis mais elevados de sombra, revela estratégias sofisticadas de alocação de recursos. Essa resposta bifásica indica particionamento ideal entre crescimento vertical (captação de luz) e suporte estrutural (estabilidade mecânica) em condições de sombra moderada. Os mecanismos fisiológicos subjacentes envolvem interações complexas entre as vias de sinalização de auxina e citocinina, que regulam a atividade cambial e os padrões de crescimento (Ballaré & Pierik, 2017; Immanen et al., 2016). Sob sombreamento intermediário, o equilíbrio entre produção apical de auxina e citocinina de origem radicular permite investimento simultâneo em altura e espessura do caule, maximizando a eficiência de captação de luz sem comprometer a integridade estrutural.

Do ponto de vista fisiológico, a aclimação fotossintética ao sombreamento envolveu aumento de clorofila (com reforço relativo de clorofila b) e reorganização do aparato de coleta de luz, conforme evidenciado pelos valores de SPAD mais altos sob 65% de sombra nas avaliações iniciais (>50) e convergência posterior para valores intermediários (47–49) sob 35–50% de sombra (Gjindali; Johnson, 2023). A resposta quadrática dos valores de SPAD, que aponta um pico de teor de clorofila em cerca de 39% de sombreamento, revela ajustes bioquímicos finamente calibrados à disponibilidade luminosa — muito além da mera acumulação de pigmentos. Em condições de sombra moderada, as plantas redirecionam recursos para a síntese de clorofila e a montagem eficiente dos complexos antena, sem o gasto adicional necessário para mecanismos de fotoproteção, o que maximiza a captação de luz (Yuan et al., 2022).

Paralelamente, estudos demonstram que, sob sombreamento moderado, ocorre redução na fração de nitrogênio alocada às proteínas dos fotossistemas e à Rubisco, resultando em maior disponibilidade de N para enzimas da fase escura e, assim, elevando a eficiência fotossintética ao mínimo de investimento nitrogenado (Choi et al., 2021). O ponto ótimo de SPAD em 39% de sombra provavelmente reflete esse reposicionamento de nitrogênio entre os componentes fotossintéticos, uma vez que a relação entre SPAD e conteúdo de N foliar se altera significativamente sob baixa irradiância (Xiong et al., 2015).

A expansão morfológica foliar (RL, PLN, CLL) sob sombra intensa nos estágios iniciais representa estratégia de maximização da área foliar projetada por unidade de planta, aumentando a probabilidade de captura de fótons escassos. O aumento linear do comprimento

do raque (0,47 cm a cada 1% de sombra) e a resposta quadrática no número de pares de folíolos (ótimo em 42% de sombra) demonstram ajustes arquitetônicos sofisticados que otimizam a área de superfície de captação de luz mantendo integridade estrutural e eficiência hidráulica (Valladares; Niinemets, 2008; Poorter et al., 2019). Essas modificações arquitetônicas envolvem reprogramação complexa do desenvolvimento ao nível celular, mediadas pelo aumento do transporte de auxina e pela sensibilidade a giberelinas (Procko et al., 2016; Wit et al., 2013).

Contudo, folhas mais longas e copas mais largas implicam custos de construção e manutenção mais elevados. Com a progressão temporal, a vantagem morfológica desloca-se para níveis intermediários de sombra, que sustentam maior área foliar funcional com menor taxa de senescência (DL mais baixo), favorecendo o balanço fonte–dreno e a produtividade líquida de carbono (Dias et al., 2018). Embora não medidas diretamente neste estudo, as respostas morfológicas observadas sugerem mudanças coordenadas na organização tecidual típicas de adaptações à sombra em espécies tropicais: folhas adaptadas à sombra normalmente apresentam redução da espessura do mesofilo, maior volume de espaços intercelulares e cutículas mais finas, o que melhora a condutância interna de CO₂ e a penetração de luz (Luo et al., 2023).

Os padrões observados ao longo do tempo revelados pela modelagem de efeitos mistos demonstram coordenação sofisticada dos processos de crescimento em múltiplos órgãos. A análise dos componentes da variância mostra que as diferenças morfológicas iniciais entre tratamentos de sombra se amplificam ao longo do tempo por meio de taxas de crescimento diferenciais, indicando que a percepção inicial de sombra orienta respostas de crescimento ao longo de todo o período de desenvolvimento (Rahman et al., 2021). Essa coordenação de desenvolvimento reflete programação epigenética das respostas de crescimento que persistem além do estímulo inicial de sombra, com implicações práticas significativas: a exposição inicial à sombra pode "programar" as plantas para desempenho aprimorado mesmo sob condições de luz variáveis, fenômeno conhecido como *priming* desenvolvimental (Harris; Amtmann; Ton, 2023).

4.2 ACLIMATAÇÃO FOTOSSINTÉTICA E EFICIÊNCIA NO USO DE RECURSOS

As respostas fisiológicas observadas em *E. precatória* podem ser contextualizadas em padrões mais amplos de adaptação à sombra documentados em espécies tropicais. A curva parabólica de assimilação fotossintética (A), com ótimo em 53,2% de sombra, se alinha ao perfil de espécies tolerantes à sombra intermediária, que apresentam um pico de assimilação

em irradiâncias moderadas e redução subsequente em níveis mais altos (Poorter et al., 2019). Em contraste, espécies pioneiras tendem a mostrar aumentos contínuos de A_{max} com a disponibilidade de luz, sem claro ponto de saturação (Krause et al., 2001), refletindo estratégias divergentes de otimização energética.

A condutância estomática atingiu um mínimo sob sombreamento intermediário ($\sim 45,8\%$; $G_s \approx 0,051 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), indicando regulação dinâmica das trocas gasosas que equilibra a assimilação de CO_2 com a economia de água nas proximidades do ótimo fotossintético. Esse padrão é típico de espécies adaptadas a ambientes de luz heterogênea, nas quais um controle estomático flexível maximiza o ganho de carbono por unidade de água (Ávila-Lovera et al., 2021). O acoplamento entre G_s e a transpiração sugere um controle refinado das trocas gasosas para otimizar a eficiência do uso da água sob variações de luz (Quevedo-Rojas et al., 2018).

Esse comportamento estomático integra múltiplos sinais ambientais, incluindo qualidade da luz, temperatura foliar, déficit de pressão de vapor (VPD) e status hídrico do solo. Sob sombreamento moderado, a redução do VPD e as menores temperaturas foliares permitem que os estômatos permaneçam mais abertos sem perda excessiva de água, otimizando o balanço entre ganho de carbono e perda hídrica (Grossiord et al., 2020). A relação observada entre temperatura foliar e transpiração demonstra a função termorregulatória do controle estomático, na qual o aumento da transpiração ajuda a manter a temperatura foliar dentro de faixas ótimas para a atividade enzimática (Kibler et al., 2023).

A eficiência máxima de uso da água alcançada a 49,7% de sombra ($4,66 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$) representa um equilíbrio ótimo entre ganho de carbono e conservação de água, crucial para a sobrevivência em climas tropicais sazonais. Esse valor é comparável ao de outras espécies tropicais tolerantes à sombra (Ávila-Lovera et al., 2021) e significativamente superior aos valores típicos de espécies pioneiras ($\sim 3,81 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$ em média; Jin et al., 2024). A associação positiva entre umidade relativa e WUE reflete o efeito do VPD sobre a transpiração: VPD mais baixo reduz o gradiente evaporativo folha-ar; assim, para uma dada condutância estomática, a transpiração cai aproximadamente na proporção do VPD, enquanto a assimilação de CO_2 é mantida ou pode até aumentar ligeiramente, resultando em maior WUE (Boese et al., 2017; Sexton et al., 2021).

A curva de resposta à luz demonstra comportamento clássico de saturação fotossintética, com aumentos lineares iniciais em baixos níveis de luz seguidos de saturação e potencial declínio em irradiâncias elevadas (Lewis et al., 2021). O desempenho fotossintético ótimo em níveis intermediários de luz ($\sim 400\text{--}600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) corresponde ao ambiente luminoso

natural de clareiras florestais (Nguyen et al., 2018), confirmando a adaptação ecológica da espécie a essas condições. Em condições de limitação hídrica, *E. precatoria* apresenta traços que favorecem a manutenção da função fotoquímica: embora *E. oleracea* produza mais biomassa, *E. precatoria* exibe maior WUE, maior rendimento fotoquímico efetivo (qP) e maior dissipação não-fotoquímica (NPQ), sobretudo em ~25% da capacidade de campo, indicando estratégias de tolerância à seca (Martins et al., 2023).

A plasticidade morfofisiológica observada em *E. precatoria* é consistente com padrões mais amplos documentados em palmeiras, mas apresenta respostas quantitativas específicas que refletem adaptação evolutiva a nichos ecológicos particulares. *Euterpe oleracea*, que ocorre naturalmente em ambientes de várzea mais abertos, apresenta menores respostas de sombra comparado a *E. precatoria*, refletindo sua adaptação a níveis de luz mais elevados (Delgado et al., 2024). Em contrapartida, palmeiras especialistas de sub-bosque, como *Geonoma undata*, exibem plasticidade morfológica muito mais acentuada, com elongações de ráquis de até 0,61 cm por 1% de redução na irradiância (Sylvester; Avalos, 2013). Esses padrões comparativos sugerem que a plasticidade morfológica observada em *E. precatoria* representa uma estratégia intermediária que equilibra tolerância à sombra com capacidade de aproveitar condições de luz mais elevadas em clareiras.

4.3 DINÂMICA PÓS-SOMBREAMENTO: LIBERAÇÃO POR CLAREIRA E REMODELAÇÃO ARQUITETURAL

A remoção do sombreamento aos 36 MAP (análoga à abertura de clareira em florestas naturais) desencadeou mudanças fisiológicas e estruturais características do fenômeno de liberação (*gap release*). Plantas aclimatadas à sombra enfrentam inicialmente risco de fotoinibição e estresse hídrico ao serem expostas abruptamente a irradiância elevada, maior déficit de pressão de vapor e carga térmica superior. Contudo, após uma fase de realinhamento ($\approx 3\text{--}5$ meses), a maquinaria fotossintética se reconfigura — elevando capacidade fotossintética máxima, ajustando condutância estomática e reorganizando o dossel —, sustentando a aceleração de crescimento (Gjindali; Johnson, 2023; Slot et al., 2024).

No presente estudo, o período 42–48 MAP documentou esse processo: as trajetórias indicam continuidade de ganho estrutural após a retirada das telas, com incrementos relativos maiores em diâmetro do colo e diâmetro de copa (especialmente em plantas oriundas de 35–50% de sombra) e ganhos moderados em altura (mais pronunciados em plantas de 65% de sombra, representando correção parcial do estiolamento). A análise de diferença-em-diferenças confirmou que o histórico de sombreamento moderado favoreceu a resposta pós-liberação:

plantas que haviam consolidado SD alto e H/D equilibrado sob 35–50% de sombra capitalizaram a nova disponibilidade de luz expandindo copa e espessando colo, enquanto plantas oriundas de 65% de sombra priorizaram correção arquitetural e plantas de pleno sol apresentaram menor margem de ganho adicional.

Esse padrão é canônico em estudos de dinâmica de clareiras: após a abertura, indivíduos plasticamente aptos elevam fotossíntese máxima, reconfiguram a copa e ampliam o número de folhas; a senescência pode aumentar transitoriamente por remodelagem do dossel, mas tende a estabilizar quando folhas "de sol" (maior LMA; menor área específica) substituem folhas "de sombra" (Augspurger; Salk, 2024; Winstanley et al., 2024). Quando a disponibilidade de luz aumenta abruptamente, há risco de fotoinibição transitória até que ocorra aclimação. Em *Euterpe edulis*, Lavinsky et al. (2014) documentaram queda de F_v/F_m para ~0,49 nos primeiros dias após a transferência do sub-bosque para alta luz, com recuperação gradual até ~110 dias e aumento subsequente da fotossíntese líquida. À luz desse mecanismo, o desempenho inferior a 0% de sombra observado no início do nosso experimento é compatível com limitação fotoquímica temporária; por outro lado, sombreamento moderado oferece uma janela de aclimação mais segura.

Do ponto de vista mecanístico, três aspectos explicam a liberação pós-sombra observada: (i) escalas temporais de aclimação — há descompasso natural entre a mudança abrupta da luz e a taxa de reconfiguração fotoquímica/estrutural, gerando respostas dinâmicas ao longo de dias a poucas semanas (Gjindali; Johnson, 2023); (ii) memória estrutural — plantas que chegam ao pós-sombra com H/D equilibrado e SD consolidado suportam copas ampliadas sem comprometer estabilidade; (iii) remodelação de dossel — a substituição de folhas de sombra por folhas de sol envolve ajustes em espessura foliar, densidade estomática e pigmentos, permitindo maior eficiência fotossintética sob alta irradiância (Tinya et al., 2025; Winstanley et al., 2024). Em *E. precatoria*, palmeira de sub-bosque com alta plasticidade, os ganhos observados após a remoção das telas confirmam forte capacidade de resposta compensatória quando a limitação luminosa é relaxada, em linha com evidências para outras palmeiras amazônicas sob sombreamento parcial (Avalos, 2016).

4.4 INTERAÇÕES CLIMA × SOMBREAMENTO: MODULAÇÃO DO CRESCIMENTO POR ÁGUA E TEMPERATURA

Os incrementos semestrais revelaram que precipitação e temperatura modulam o crescimento de forma não aditiva, com o sombreamento alterando a sensibilidade das plantas às variações climáticas. A precipitação acumulada no semestre (P6) potencializou sobretudo

diâmetro de copa (DC) e número de folhas (NL), com ganhos proporcionalmente maiores sob 35–65% de sombra que a pleno sol. Já a temperatura média semestral (T6) acentuou incrementos em altura (H) e diâmetro do colo (SD), com inclinações mais pronunciadas sob sombra intermediária-alta. Essas curvas não paralelas entre níveis de sombreamento demonstram que a atenuação luminosa amplifica a sensibilidade climática do crescimento, criando interações complexas entre luz, água e temperatura que determinam o desenvolvimento de *E. precatoria*.

Os efeitos da temperatura no metabolismo celular e no crescimento são significativamente positivos (4,63 cm de altura por °C, 2,71 cm de diâmetro do colo por °C, 6,74 cm de diâmetro de coroa por °C, 0,22 folhas adicionais por °C), refletindo o papel fundamental da energia térmica em processos celulares e atividade metabólica. A temperatura influencia simultaneamente múltiplos processos fisiológicos: cinética enzimática, fluidez de membranas, síntese proteica e transporte celular (Hatfield; Prueger, 2015). Em palmeiras tropicais e em plantas C3, os ótimos térmicos para a fotossíntese e a produtividade costumam cair na faixa ~24–30 °C (Kumarathunge et al., 2024; McGowan; Lowry; Gray, 2020); em Arecaceae, há evidência agrônômica de ótimo para crescimento/produção próximo de 27 ± 5 °C (Hebbar et al., 2022), valores que coincidem com as condições térmicas naturais de espécies do gênero *Euterpe* (~28 °C em *E. oleracea*) e com os climas onde *E. precatoria* ocorre (Teixeira et al., 2025).

A resposta à temperatura é particularmente pronunciada para a atividade cambial e processos de divisão celular que impulsionam o incremento do diâmetro do caule. Temperaturas mais altas aceleram o ciclo celular e intensificam a atividade de enzimas reguladoras de crescimento, como expansinas e endotransglucosilases, que facilitam o afrouxamento e a expansão da parede celular (Mallard et al., 2020). Em palmeiras, que não apresentam o espessamento secundário típico de dicotiledôneas devido à ausência de câmbio vascular, o aumento radial do estipe decorre sobretudo de crescimento primário sustentado — expansão de parênquima impulsionada por turgor — seguido de espessamento/lignificação de fibras e paredes celulares, o que confere rigidez estrutural (Tomlinson, 2006; Tomlinson; Huggett, 2012).

As relações positivas entre precipitação antecedente e as variáveis de crescimento são coerentes com evidências de "memória hídrica" em florestas tropicais. A água é essencial não só para manter o turgor e dirigir a expansão celular, mas também como meio para o transporte de solutos e para inúmeras reações bioquímicas envolvidas no crescimento (Antezana-Vera; Marengo, 2021; Cosgrove, 2024; He et al., 2025; Jackson et al., 2023). O efeito positivo da

precipitação sobre o diâmetro da copa (0,08 cm/mm) reforça também a elevada sensibilidade da expansão foliar à disponibilidade de água, uma vez que as folhas são os principais sítios de transpiração e perda hídrica da planta.

Esse acoplamento água $\times$ luz é consistente com *trade-offs* documentados entre tolerância à sombra e tolerância à seca em árvores tropicais: espécies mais adaptadas à sombra tendem a apresentar maior sensibilidade negativa à estiagem e, portanto, maior resposta positiva a períodos úmidos (Kupers et al., 2019). Sob dossel denso (níveis altos de sombreamento), a disponibilidade hídrica adicional alivia restrições fisiológicas — permitindo manutenção de turgescência celular, transporte de nutrientes e expansão de tecidos —, destravando incrementos estruturais que seriam limitados pela capacidade fotossintética reduzida (Ismaeel et al., 2024; Kupers et al., 2019). Em outras palavras, quando a luz é limitante, a água passa a potencializar o aproveitamento da luz disponível para crescimento, especialmente em dimensões de copa e folhas que ampliam a área interceptora (Dias et al., 2018).

Por outro lado, a temperatura atua acelerando processos metabólicos e taxas de expansão celular, com efeitos mais evidentes em crescimento de eixo (H, SD) do que em expansão lateral (DC, NL). Em ambientes tropicais, contudo, o aparente efeito da temperatura sobre a fotossíntese e o crescimento é fortemente mediado pelo déficit de pressão de vapor (DPV): aumentos de DPV induzem fechamento estomático e podem reduzir o ganho de carbono mesmo quando a temperatura isoladamente seria favorável. Assim, o sombreamento — ao reduzir DPV e carga térmica — amplia a margem para converter aquecimento moderado em crescimento estrutural sem impor custos hídricos excessivos (Slot; Winter, 2017; Eze; Slot; Winter, 2024; Slot et al., 2024).

A integração dos efeitos de precipitação e temperatura revela *trade-offs* fisiológicos importantes em ambientes tropicais. Embora temperaturas mais altas possam acelerar a atividade metabólica e as taxas de crescimento, elas também aumentam a demanda evaporativa e podem agravar o estresse hídrico (Rahman et al., 2019; Wagner et al., 2014). Os padrões temporais de resposta de crescimento às variáveis climáticas revelam percepções importantes sobre a fenologia sazonal de *E. precatoria*. As maiores taxas de crescimento geralmente ocorrem durante períodos quentes e úmidos (outubro–fevereiro), coincidindo com a estação chuvosa regional, quando tanto a temperatura quanto a disponibilidade de água são ótimas. Esse padrão sazonal de crescimento reflete adaptação evolutiva à marcada sazonalidade do clima amazônico.

A interação entre o sombreamento artificial e as variáveis climáticas evidencia mecanismos-chave de amortecimento fisiológico. A redução da radiação incidente sob telas de

sombreamento diminui os extremos térmicos — com quedas típicas de $\sim 1\text{--}5\text{ }^{\circ}\text{C}$ na temperatura do ar/folha e casos de até $\sim 7\text{ }^{\circ}\text{C}$ no dossel e nos frutos (Ilić et al., 2017; Alon et al., 2022; Gutiérrez-Gamboa et al., 2024; Villalobos-Soublett et al., 2021). De forma complementar, a umidade relativa aumenta tipicamente $\sim 2\text{--}22\%$ sob telas, com reduções concomitantes de VPD no nível da folha/dossel (Ajmi et al., 2018; Mahmood et al., 2018; Gutiérrez-Gamboa et al., 2024). Em conjunto, essas modificações microambientais atenuam o estresse térmico e hídrico e ampliam a faixa de condições favoráveis ao crescimento e ao funcionamento fisiológico ótimo (Arthurs; Stamps; Giglia, 2013; Mahmood et al., 2018).

Essa interpretação é reforçada por estudos populacionais de *E. precatoria* na Amazônia, nos quais distúrbio hídrico (pulsos de inundação) e sombreamento moldam a estrutura demográfica e relações alométricas entre estágios ontogenéticos (Brum; Souza, 2020). Populações de terra firme, nas quais variações hídricas são mais sutis mas a luz é heterogênea por dinâmica de clareiras, apresentam dominância de juvenis com alta plasticidade morfológica; já em ambientes alagáveis, onde a água é abundante mas inundações impõem restrições, a estrutura populacional desloca-se para indivíduos reprodutivos estabelecidos em microsítios favoráveis. Essas variações indicam que o regime hídrico local e a heterogeneidade de luz definem "janelas" de desempenho específicas por fase de vida, exatamente o tipo de interação clima $\times$ sombreamento observado nos incrementos semestrais deste estudo.

4.5 CONTEXTO BIOGEOGRÁFICO: HIPERDOMINÂNCIA, DISTRIBUIÇÃO E VARIAÇÃO POPULACIONAL

E. precatoria é uma das espécies hiperdominantes da Amazônia, figurando entre as dez árvores mais comuns do bioma — um padrão notável por incluir várias palmeiras, refletindo adequação morfofisiológica a condições quentes, úmidas e com forte sazonalidade hídrica regional (Ter Steege et al., 2020). Análises pantropicais mostram que palmeiras arbóreas são relativamente mais abundantes no Neotrópico, com maior frequência em locais de precipitação elevada, lençol freático raso e baixa fertilidade do solo, sugerindo que traços funcionais das palmeiras — crescimento relativamente lento, longevidade alta, tolerância à sombra e eficiência no uso de nutrientes — conferem vantagem competitiva nesses ambientes (Muscarella et al., 2020).

A distribuição geográfica de *E. precatoria* abrange a Amazônia central e ocidental, desde terra firme bem drenada até ambientes alagáveis (várzeas e baixios). Ocorrências típicas situam-se em regiões com 1.900–4.000 mm de precipitação anual e $\sim 26\text{ }^{\circ}\text{C}$ de temperatura média, com ampla plasticidade morfofisiológica documentada tanto em levantamentos

populacionais quanto em estudos experimentais: a espécie ajusta arquitetura, alocação de biomassa e fenologia em resposta a variações locais de luz, água e distúrbio (Teixeira et al., 2025; Brum; Souza, 2020; Avalos, 2016). No presente estudo, a modulação dos incrementos semestrais por clima $\times$ sombreamento reflete essa plasticidade em escala experimental, oferecendo evidência mecanística para padrões biogeográficos observados em larga escala.

Geneticamente, *E. precatoria* apresenta alta diversidade e forte estruturação espacial na Amazônia, com diferenciação associada a bacias hidrográficas e gradientes geográficos, sugerindo conectividade modulada por rios e barreiras topográficas (Ramos et al., 2021). Estudos recentes também chamam atenção para complexos de espécies e questões taxonômicas que podem inflar/redistribuir estimativas de abundância (Bacon et al., 2022), hipótese igualmente discutida na revisão mais recente do gênero (Teixeira et al., 2025; Rocha et al., 2025). Essas incertezas têm implicações diretas para interpretar respostas ecofisiológicas: sensibilidade a luz, água e temperatura pode variar entre linhagens/populações, recomendando cautela ao extrapolar curvas de crescimento fora do domínio amostral.

Para fins de manejo, restauração e melhoramento, essas considerações são críticas: (i) a origem das sementes deve ser considerada ao estabelecer plantios fora da área de ocorrência natural da população-fonte; (ii) respostas a sombreamento e clima documentadas para uma região podem não ser diretamente transferíveis para outras áreas; (iii) programas de conservação *ex situ* e melhoramento devem incorporar a estrutura genética para preservar variação adaptativa (Teixeira et al., 2025; Ramos et al., 2021).

4.6 IMPLICAÇÕES ECOLÓGICAS E APLICADAS

A combinação de tolerância à sombra em fases juvenis, forte resposta a liberações luminosas (efeito clareira) e modulação do crescimento por interações clima $\times$ luz posiciona *E. precatoria* como espécie-chave na dinâmica de sub-bosque e sucessão amazônica. A hiperdominância resulta de traços funcionais que permitem estabelecimento sob dossel fechado, sobrevivência durante períodos de baixa luz e rápida aceleração de crescimento quando oportunidades luminosas surgem (Ter Steege et al., 2020). A heterogeneidade espaço-temporal de luz gerada por clareiras, distúrbios e pela dinâmica do dossel/fenologia cria janelas de oportunidade para espécies tolerantes à sombra com resposta rápida (Nunes et al., 2022; Augspurger; Salk, 2024).

Em contextos aplicados — restauração, SAFs e plantios —, os resultados indicam que: (i) sombreamento inicial moderado (35–50%) otimiza o balanço entre crescimento estrutural e robustez mecânica, mitigando estiolamento; (ii) interações clima $\times$ sombreamento devem

orientar o manejo sazonal — anos/períodos mais chuvosos favorecem investimento em copa sob sombra moderada-alta, enquanto janelas mais quentes potencializam crescimento de eixo; (iii) liberação gradual (remoção progressiva de telas ou desbastes de árvores de sombreamento) facilita aclimação fisiológica e reduz riscos de fotoinibição/estresse hídrico na transição para maior irradiância (Winstanley et al., 2024; Augspurger; Salk, 2024).

A espécie sustenta cadeias de valor importantes (frutos, polpa, palmito) em sistemas extrativistas e plantios comerciais na Amazônia, com potencial de expansão em paisagens degradadas e áreas de agricultura familiar (Teixeira et al., 2025). Ao evidenciar que precipitação e temperatura modulam incrementos de forma dependente do sombreamento, este estudo fornece base quantitativa para otimizar práticas de cultivo segundo cenários climáticos sazonais e projeções de mudanças climáticas regionais. Em ambientes e anos mais chuvosos, espera-se maior retorno em copa e folhas sob 35–65% de sombra; em janelas mais quentes, ganhos tendem a se manifestar em altura e diâmetro do colo, com vantagem relativa de sombras intermediárias — orientações práticas para ajustar adensamentos, podas de sombreamento e expectativas de crescimento ao longo do ciclo produtivo.

Três regras práticas emergem das trajetórias e interações clima $\times$ luz: (i) adotar sombreamento intermediário ($\approx 35\text{--}50\%$) no estabelecimento para conciliar robustez (SD) e copa funcional (CD), limitando estiolamento (H:SD); (ii) sincronizar a retirada (total ou faseada) com o início da estação chuvosa, quando a precipitação semestral sustenta expansão de copa e renovação foliar, mitigando riscos de fotoinibição/estresse hídrico; (iii) evitar retirar em semestres mais quentes e secos (anomalias positivas de temperatura e/ou precipitação abaixo da mediana), pois o déficit de pressão de vapor e a carga térmica elevadas restringem o ganho líquido. Na prática, recomenda-se monitorar H:SD e o saldo de folhas funcionais como sentinelas operacionais de transição bem-sucedida para condições de maior irradiância.

As implicações para adaptação às mudanças climáticas são diretas: com o aumento das temperaturas e a maior variabilidade pluviométrica na Amazônia, arranjos que promovem sombreamento moderado tendem a aumentar a resiliência de povoamentos jovens, mantendo taxas fotossintéticas mais estáveis, reduzindo perdas por calor e por demanda evaporativa, e prolongando a janela de crescimento efetivo ao longo da estação (Rahman et al., 2019; Wagner et al., 2014). *E. precatória* reúne atributos que a tornam valiosa para restauração em paisagens amazônicas degradadas: tolera sombreamento na fase juvenil e tende a apresentar melhor desempenho sob níveis intermediários de luz, favorecendo o estabelecimento em ambientes com cobertura parcial de dossel (bordas, clareiras, capoeiras) (Avalos; Fernández-Otárola; Engeln, 2013; Fernández-Otárola & Avalos, 2014; Avalos, 2019; Brum; Souza, 2020). No plano

econômico, o fruto sustenta cadeias de renda locais/regionais e apresenta demanda crescente, criando incentivos alinhados à restauração (Paniagua-Zambrana; Bussmann; Macía, 2017; Rocha et al., 2025). Essa combinação de funcionalidade ecológica e viabilidade econômica oferece uma via concreta para projetos de restauração ecologicamente eficazes e economicamente sustentáveis em escala de paisagem. Essas diretrizes são transferíveis a restauração e SAFs em Amazônia Ocidental, desde que respeitados os limites de extrapolação espacial e a origem do material propagativo.

5 CONCLUSÕES

A adoção de sombreamento intermediário, 35–50%, nos anos iniciais (fase de estabelecimento) maximiza desempenho e qualidade das plantas de *E. precatoria* cultivadas em condições de sequeiro. As plantas dessa espécie são altamente responsivas às mudanças de clima sazonal, com chuva e calor potencializando ganhos, especialmente sob sombreamento intermediário.

Recomenda-se a retirada do sombreamento de forma gradual para induzir “liberação” e aumentar robustez ($\downarrow$ H/D, $\uparrow$ SD e copa). Variáveis morfofisiológicas, como H/D, EiUA e SPAD, atuam como sentinelas para ajustar luz e evitar estiolamento.

REFERÊNCIAS

- AGRITEMPO. **Sistema de Monitoramento Agrometeorológico**. Brasília: Ministério da Agricultura e Pecuária; Embrapa, 2025. Disponível em: <https://www.agritempo.agro.gov.br>. Acesso em: 18 set. 2025.
- AGUIAR, F. F. A.; BILIA, D. A. C.; KANASHIRO, S. et al. Germinação de sementes de *Rhapis excelsa* (Thunb.) Henry ex Rehder: efeitos da temperatura, luz e substrato. **Hoehnea**, v. 32, p. 119–126, 2005.
- AJMI, A.; VAZQUEZ, S.; MORALES, F. et al. Prolonged artificial shade affects morphological, anatomical, biochemical and ecophysiological behavior of young olive trees (cv. Arbosana). **Scientia Horticulturae**, v. 241, p. 275–284, 2018.
- ALBERT, J. S.; CARNAVAL, A. C.; FLANTUA, S. G. A. et al. Human impacts outpace natural processes in the Amazon. **Science**, v. 379, n. 6630, eabo5003, 2023.
- ALMEIDA, U. O.; ANDRADE NETO, R. C.; ARAÚJO, J. M. et al. Crescimento de açaizeiro (*Euterpe precatoria* Mart.) consorciado com bananeira. **South American Journal of Basic Education, Technical and Technological**, v. 5, p. 1–10, 2018.
- ALMEIDA, U. O.; ANDRADE NETO, R. C.; ARAÚJO, J. M. et al. Environment and slow-release fertilizer in the production of *Euterpe precatoria* seedlings. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 48, n. 4, p. 382–389, 2018.
- ALMEIDA, U. O.; ANDRADE NETO, R. C.; CADES, M. et al. Crescimento e rendimento de bananeira consorciada com açaizeiro (*Euterpe precatoria* L.). **South American Journal of Basic Education, Technical and Technological**, v. 6, p. 95–106, 2019.
- ALON, E.; SHAPIRA, O.; AZOULAY-SHEMER, T. et al. Shading nets reduce canopy temperature and improve photosynthetic performance in ‘Pinkerton’ avocado trees during extreme heat events. **Agronomy**, v. 12, n. 6, 1360, 2022.
- ANDERSON, J. M.; HORTON, P.; KIM, E.-H. et al. Towards elucidation of dynamic structural changes of plant thylakoid architecture. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 367, p. 3515–3524, 2012.
- ANTEZANA-VERA, S. A.; MARENCO, R. A. Intra-annual tree growth responds to micrometeorological variability in the central Amazon. **iForest – Biogeosciences and Forestry**, v. 14, n. 3, p. 242–249, 2021.
- ARAGÃO, L. E. O. C.; ANDERSON, L. O.; FONSECA, M. G. et al. 21st-century drought-related fires counteract the decline of Amazon deforestation carbon emissions. **Nature Communications**, v. 9, 536, 2018.
- ARAÚJO, C. S.; LUNZ, A. M. P.; SANTOS, V. B. dos et al. Use of agro-industry residues as substrate for the production of *Euterpe precatoria* seedlings. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 50, e58709, 2020.
- ARAÚJO, C. S.; LUNZ, A.; ANDRADE NETO, R. et al. Shade-driven morphophysiological plasticity buffers light--water co-limitation and enhances rainfed field establishment of the

Amazonian palm *Euterpe precatoria*. **Authorea Preprints**, 2025. DOI: 10.22541/au.175696974.40925317/v1.

ARAÚJO, J. M.; ANDRADE NETO, R. C.; ALMEIDA, U. O. et al. Production of açai seedlings under different shade levels and controlled release fertilizer. **Revista de Agricultura Neotropical**, v. 10, n. 3, e7325, 2023.

ARAÚJO, J. M.; ANDRADE NETO, R. C.; OLIVEIRA, J. R. et al. Shading and slow-release fertilizer effects on the growth characteristics of assai seedlings (*Euterpe oleracea*). **Floresta e Ambiente**, v. 26, n. 3, e20180019, 2019.

ARAÚJO, J. M.; ANDRADE NETO, R. C.; RODRIGUES, M. J. da S. et al. Shading and controlled-release fertilizer in the production of *Oenocarpus bataua* Mart. seedlings. **Comunicata Scientiae**, v. 14, e3988, 2023.

ARSHAD, R.; SACCON, F.; BAG, P. et al. A kaleidoscope of photosynthetic antenna proteins and their emerging roles. **Plant Physiology**, v. 189, p. 1204–1219, 2022.

ARTHURS, S. P.; STAMPS, R. H.; GIGLIA, F. Environmental modification inside photoselective shadehouses. **HortScience**, v. 48, n. 8, p. 975–979, 2013.

ASITOAKOR, B. K.; VAAST, P.; RÆBILD, A. et al. Selected shade tree species improved cocoa yields in low-input agroforestry systems in Ghana. **Agricultural Systems**, v. 202, 103476, 2022.

AUGSPURGER, C. K.; SALK, C. F. Understory plants evade shading in a temperate deciduous forest amid climate variability by shifting phenology in synchrony with canopy trees. **PLOS ONE**, v. 19, n. 6, e0306023, 2024.

AVALOS, G. Growth of the neotropical palm *Euterpe precatoria* (Arecaceae) under sun and shade conditions in an agroforestry system in Costa Rica. **Brenesia**, v. 85–86, p. 16–23, 2016.

AVALOS, G. Light ecology of palms in tropical forests. **Brenesia**, v. 85–86, p. 107–134, 2016.

AVALOS, G. Shade tolerance within the context of the successional process in tropical rain forests. **Revista de Biología Tropical**, v. 67, n. 2, e37206, 2019.

AVALOS, G.; FERNÁNDEZ-OTÁROLA, M. Allometry and stilt root structure of the neotropical palm *Euterpe precatoria* (Arecaceae) across sites and successional stages. **American Journal of Botany**, v. 97, p. 1632–1640, 2010.

AVALOS, G.; FERNÁNDEZ-OTÁROLA, M.; ENGELN, J. T. Successional stage, fragmentation and exposure to extraction influence the population structure of *Euterpe precatoria* (Arecaceae). **Revista de Biología Tropical**, v. 61, n. 3, p. 1415–1424, 2013.

ÁVILA-LOVERA, E.; BLANCO, H.; MÓVIL, O.; SANTIAGO, L. S.; TEZARA, W. Shade tree species affect gas exchange and hydraulic conductivity of cacao cultivars in an agroforestry system. **Tree Physiology**, v. 41, n. 2, p. 240–253, 2021.

BACON, C. D.; DEXTER, K. G.; PÉREZ-ESCOBAR, O. A. et al. The impact of species complexes on tree abundance patterns in Amazonia. **PLOS Biology**, v. 20, n. 1, e3001493, 2022.

BACON, C. D.; SILVESTRO, D.; JARAMILLO, C. et al. Phylogeny, historical biogeography and diversification rates in an economically important group of Neotropical palms: Tribe Euterpeae. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 132, p. 67–79, 2018.

BAKER, W. J.; DRANSFIELD, J. Beyond Genera Palmarum: progress and prospects in palm systematics. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 182, p. 207–233, 2016.

BALLARÉ, C. L. Light regulation of plant defense. **Annual Review of Plant Biology**, v. 65, p. 335–363, 2014.

BALLARÉ, C. L.; PIERIK, R. The shade-avoidance syndrome: multiple signals and ecological consequences. **Plant, Cell & Environment**, v. 40, n. 11, p. 2530–2543, 2017.

BLOOM, A. J.; CHAPIN, F. S.; MOONEY, H. A. Resource limitation in plants—an economic analogy. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, p. 363–392, 1985.

BOESE, S.; JUNG, M.; CARVALHAIS, N.; TEULING, A. J.; REICHSTEIN, M. Water use efficiency of temperate forests from leaf to stand scales: a bottom-up validation of global remote sensing data. **Ecohydrology**, v. 10, n. 8, e1896, 2017.

BRAZ, M. I. G.; MATTOS, E. A.; MOURA, R. L. et al. Ample germination ability under wide-ranging environmental conditions in a common understory tropical palm. **Plant Species Biology**, v. 31, p. 104–113, 2016.

BRUM, H. D.; NASCIMENTO, H. E. M.; LAURANCE, W. F. et al. Rainforest fragmentation and the demography of the economically important palm *Oenocarpus bacaba* in Central Amazonia. **Plant Ecology**, v. 199, n. 2, p. 209–215, 2008.

BRUM, H. D.; SOUZA, A. F. Flood disturbance and shade stress shape the population structure of açai palm *Euterpe precatoria*, the most abundant Amazon species. **Botany**, v. 98, n. 3, p. 147–160, 2020.

BUCKLEY, T. N.; SACK, L.; FARQUHAR, G. D. Optimal plant water economy. **Plant, Cell & Environment**, v. 40, p. 881–896, 2017.

BUTT, E. W.; BAKER, J. C. A.; SILVA BEZERRA, F. G. et al. Amazon deforestation causes strong regional warming. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, v. 120, n. 45, e2309123120, 2023.

CALLO-CONCHA, D.; THOMÉ, R. C. A.; VAN DER WAL, H. et al. Mapping the socio-ecology of non-timber forest products (NTFP) extraction in the Brazilian Amazon: the case of açai (*Euterpe precatoria* Mart) in Acre. **Land Use Policy**, v. 82, p. 367–378, 2018.

CASAL, J. J. Photoreceptor signaling networks in plant responses to shade. **Annual Review of Plant Biology**, v. 64, p. 403–427, 2013.

CAVALERI, M. A.; OBERBAUER, S. F.; CLARK, D. B. et al. Height is more important than light in determining leaf morphology in a tropical forest. **Ecology**, v. 91, p. 1730–1739, 2010.

CAVALERI, M. A.; OBERBAUER, S. F.; RYAN, M. G. Foliar and ecosystem respiration in an old-growth tropical rain forest. **Plant, Cell & Environment**, v. 31, p. 473–483, 2008.

- CERQUEIRA, A. F.; SANTOS, L. R.; BENCHIMOL, M. et al. Habitat loss and canopy openness mediate leaf trait plasticity of an endangered palm in the Brazilian Atlantic Forest. **Oecologia**, v. 196, p. 619–631, 2021.
- CHAZDON, R. L. Leaf display, canopy structure, and light interception of two understory palm species. **American Journal of Botany**, v. 72, n. 10, p. 1493–1502, 1985.
- CHAZDON, R. L. Light variation and carbon gain in rain forest understory palms. **Journal of Ecology**, v. 74, n. 4, p. 995–1012, 1986.
- CHAZDON, R. L.; GUARIGUATA, M. R. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics. **Biotropica**, v. 48, n. 6, p. 716–730, 2016.
- CHAZDON, R. L.; PEARCY, R. W. The importance of sunflecks for forest understory plants. **BioScience**, v. 41, p. 760–766, 1991.
- CHEN, J.; HE, Z.; WANG, Y. et al. Mechanism underlying the shading-induced chlorophyll accumulation in tea leaves. **Frontiers in Plant Science**, v. 12, 779819, 2021.
- CHOI, D.; JANG, W.; TODA, H. et al. Differences in characteristics of photosynthesis and nitrogen utilization in leaves of *Robinia pseudoacacia* according to leaf position. **Forests**, v. 12, n. 3, 348, 2021.
- COELHO, C. F.; MIRANDA, I.; MELO, Z. et al. Physiological behavior of açaí seedlings (*Euterpe precatoria* Mart.) under increasing levels of irradiance. **Journal of Agricultural Science**, v. 7, n. 3, 2015.
- COLLINS, L. C.; KURSAR, T. A.; STALLARD, R. F. et al. Palm species traits determine soil nutrient effects on seedling performance. **Frontiers in Forests and Global Change**, v. 5, 733636, 2022.
- CONFORTO, E. C.; CONTIN, D. R. Desenvolvimento do açaizeiro de terra firme, cultivar Pará, sob atenuação da radiação solar em fase de viveiro. **Bragantia**, v. 68, n. 4, p. 979–983, 2009.
- CORZO-BACALLAO, J. A.; SALAS-MACÍAS, C. A.; FONSECA-RODRÍGUEZ, O. et al. Influence of tree shade on the growth and chlorophyll content of Arabica coffee plants in an agroforestry system. **Sarhad Journal of Agriculture**, v. 39, suppl. 2, p. 37–47, 2023.
- COSGROVE, D. J. Plant cell wall loosening by expansins. **Annual Review of Cell and Developmental Biology**, v. 40, p. 329–352, 2024.
- CUENCA, A.; ASMUSSEN-LANGE, C. B.; BORCHSENIUS, F. A dated phylogeny of the palm tribe Chamaedoreae supports Eocene dispersal between Africa, North and South America. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 46, p. 760–775, 2008.
- CUNHA, J. P. B. F.; PIMENTA, J. A.; TOREZAN, J. M. D. et al. N deposition and light availability impact growth and physiology of tropical tree seedlings. **Trees**, v. 39, 70, 2025.
- DAPONT, E. C.; SILVA, J. B.; ALVES, C. Z. Initial development of açaí plants under shade gradation. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 38, n. 2, p. 1–9, 2016.

DELGADO, J. P. M.; CUNHA, R. N. V. da; MORAIS, R. R. de et al. Morphology and allometry of juvenile açai palms under cultivation in Central Amazonia. **Horticulturae**, v. 10, n. 10, 1119, 2024.

DIAS, L. P.; KUKI, K. N.; PINHEIRO, M. D. et al. Acclimation of macaw palm seedlings to environments with contrasting light. **Scientific Reports**, v. 8, 14820, 2018.

DRAPER, F. C. et al. Amazon tree dominance across forest strata. **Nature Ecology & Evolution**, v. 5, p. 744–753, 2021.

EMBRAPA. **Espaçamentos indicados e consórcios — Açaí**. Agência de Informação Tecnológica, 2023. Disponível em: <https://www.embrapa.br>. Acesso em: 18 set. 2025.

EMBRAPA. **Relatório de avaliação dos impactos de tecnologias: BRS Pará e ações de TT em açazeiro**. Embrapa Amazônia Oriental/Amapá/Amazônia Ocidental, 2023. Disponível em: <https://bs.sede.embrapa.br>. Acesso em: 18 set. 2025.

EVANS, J. R.; POORTER, H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the role of specific leaf area and nitrogen partitioning. **Plant, Cell & Environment**, v. 24, p. 755–767, 2001.

EZE, I. O.; SLOT, M.; WINTER, K. Vapor pressure deficit limits photosynthesis in a tropical forest tree, irrespective of temperature. **Photosynthetica**, v. 62, n. 2, p. 131–140, 2024.

FAO. **Date palm cultivation**. 2. ed. **FAO Plant Production and Protection Paper**, n. 156, 2018.

FAO. **Global plan of action for the conservation, sustainable use and development of forest genetic resources**. Rome: FAO, 2014.

FARIAS NETO, J. T. de. **BRS Pai d'Égua: cultivar de açai para terra firme com suplementação hídrica**. Belém: Embrapa Amazônia Oriental, Comunicado Técnico, n. 317, 2019.

FERNÁNDEZ-MILMANDA, G. L.; BALLARÉ, C. L. Shade avoidance: expanding the color and hormone palette. **Trends in Plant Science**, v. 26, n. 5, p. 509–523, 2021.

FERNÁNDEZ-OTÁROLA, M.; AVALOS, G. Demographic variation across successional stages and their effects on the population dynamics of the neotropical palm *Euterpe precatoria*. **American Journal of Botany**, v. 101, n. 6, p. 1023–1028, 2014.

FERREIRA, M. J. et al. Production and quality of açai seedlings under different cultivation conditions. **Revista Árvore**, v. 46, e4615, 2022.

FLORES, B. M.; MONTROYA, E.; SAKSCHEWSKI, B. et al. Critical transitions in the Amazon forest system. **Nature**, v. 626, n. 7999, p. 555–564, 2024.

FONSECA, L. D. M.; DALAGNOL, R.; MALHI, Y. et al. Phenology and seasonal ecosystem productivity in an Amazonian floodplain forest. **Remote Sensing**, v. 11, 1530, 2019.

FORSMAN, A. Rethinking phenotypic plasticity and its consequences. **Heredity**, v. 115, p. 276–284, 2015.

FRASER, D. P.; PANTER, P. E.; SHARMA, A. et al. Phytochrome A elevates plant circadian-clock components to suppress shade avoidance in deep-canopy shade. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, v. 118, n. 27, e2108176118, 2021.

FREITAS, M. A. B.; MAGALHÃES, J. L. L.; CARMONA, C. P. et al. Intensification of açai palm management largely impoverishes tree assemblages in the Amazon estuarine forest. **Biological Conservation**, v. 261, 109251, 2021.

GARCÍA-SALCEDO, A. J.; TORRES-VARGAS, O. L.; DEL MAR CONTRERAS, M. Flavonoid and phenolic quantification from açai (*Euterpe oleracea* Mart. e *Euterpe precatoria* Mart.), mirití (*Mauritia flexuosa* L.) e cupuaçu (*Theobroma grandiflorum* (Willd. ex Spreng.) Schum) using LC-QqQ-MS. **Plants**, v. 14, n. 17, p. 2632, 2024.

GATTI, M. G.; CAMPANELLO, P. I.; GOLDSTEIN, G. Growth and leaf production in the tropical palm *Euterpe edulis*: light conditions versus developmental constraints. **Flora**, v. 206, n. 8, p. 742–748, 2011.

GJINDALI, A.; JOHNSON, G. N. Photosynthetic acclimation to changing environments. **Biochemical Society Transactions**, v. 51, n. 4, p. 1387–1402, 2023.

GLOBAL FOREST WATCH. **Brazil: Country Dashboard**. 2025. Disponível em: <https://www.globalforestwatch.org>. Acesso em: 18 set. 2025.

GONÇALVES, D. S. A.; GARCIA, L. C.; BRANCALION, P. H. S. et al. Seeding the Pantanal: orchestrating research to overcome restoration barriers in the world's largest tropical wetland. **Restoration Ecology**, v. 32, e14148, 2024.

GRIFFITH, M. P.; CALKIN, M.; GRIFFITH, M. P. et al. Global ex situ conservation of palms: living treasures for a sustainable future. **Frontiers in Forests and Global Change**, v. 4, 711414, 2021.

GROSSIORD, C.; BUCKLEY, T. N.; CERNUSAK, L. A. et al. Plant responses to rising vapor pressure deficit. **New Phytologist**, v. 226, p. 1550–1565, 2020.

GUIMARÃES, L. A. O. P.; OLIVEIRA, L. M.; MOURA, N. F. Emergence and vigor of *Euterpe edulis* seedlings under shading and pericarp removal. **Iheringia, Série Botânica**, v. 73, p. 159–166, 2018.

GUTIÉRREZ-GAMBOA, G.; VILLALOBOS-SOUBLETT, E.; GARRIDO-SALINAS, M. et al. Monofilament shading nets improved water use efficiency on high-temperature days in grapevines. **Horticulturae**, v. 10, n. 2, 176, 2024.

HAGER, A. Role of the plasma membrane H⁺-ATPase in auxin-induced elongation growth. **Journal of Plant Research**, v. 116, p. 483–505, 2003.

HAN, R. et al. Molecular mechanisms underlying coordinated responses to shade and environmental stresses. **The Plant Journal**, v. 118, n. 6, p. 1241–1258, 2024.

HARRIS, C. J.; AMTMANN, A.; TON, J. Epigenetic processes in plant stress priming. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 75, 102432, 2023.

HATFIELD, J. L.; PRUEGER, J. H. Temperature extremes: effect on plant growth and development. **Weather and Climate Extremes**, v. 10, p. 4–10, 2015.

HE, L.; WANG, J.; PELTIER, D. M. P. et al. Lagged precipitation effects on plant production across terrestrial biomes. **Nature Ecology & Evolution**, 2025 (ahead of print).

HEBBAR, K. B.; ABHIN, P. S.; JOSE, V. S. et al. Predicting the potential suitable climate for coconut (*Cocos nucifera* L.) cultivation in India under climate change scenarios using the MaxEnt model. **Plants**, v. 11, 731, 2022.

HENDERSON, A. **The palms of the Amazon**. New York: Oxford University Press, 1995.

HENDERSON, A.; GALEANO, G.; BERNAL, R. **A field guide to the palms of the Americas**. Princeton: Princeton University Press, 2019.

HOLALU, S. V.; FINLAYSON, S. A. PIFs coordinate shade avoidance by inhibiting auxin repressor ARF18 and metabolic regulator QQS. **New Phytologist**, v. 227, n. 3, p. 767–779, 2020.

HORN, J. W.; FISHER, J. B.; TOMLINSON, P. B. et al. Evolution of lamina anatomy in the palm family (Arecaceae). **American Journal of Botany**, v. 96, n. 8, p. 1462–1486, 2009.

HUNT, R. **Plant growth curves: the functional approach to plant growth analysis**. London: Edward Arnold, 1982.

IBGE. **Produção da Extração Vegetal e da Silvicultura 2024 (PEVS 2024): principais resultados**. Rio de Janeiro: IBGE, 2025.

IBGE. **Sistema IBGE de Recuperação Automática (SIDRA)**. Rio de Janeiro: IBGE, 2025. Disponível em: <https://sidra.ibge.gov.br/>. Acesso em: 18 set. 2025.

ILIĆ, Z. S.; MILENKOVIĆ, L.; ŠUNIĆ, L. et al. Effect of shading by coloured nets on yield and fruit quality of sweet pepper. **Žemdirbystė (Agriculture)**, v. 104, n. 1, p. 53–62, 2017.

IMMANEN, J.; NIEMINEN, K.; SMOLANDER, O.-P. et al. Cytokinin and auxin display distinct but interconnected profiles to stimulate cambial activity. **Current Biology**, v. 26, p. 1990–1997, 2016.

INMET. **Dados históricos anuais – Estação automática Rio Branco (AC)**, versão 08/2025. Disponível em: <https://portal.inmet.gov.br/dadoshistoricos>. Acesso em: 18 set. 2025.

INPE. **PRODES – Monitoramento do Desmatamento na Amazônia Legal por Satélite: resultados 2023/2024**. São José dos Campos: INPE, 2024.

ISAZA, C.; GUTIÉRREZ, M.; CASANOVES, F. et al. Demography of *Euterpe precatoria* and *Mauritia flexuosa* in the Amazon. **Biotropica**, v. 49, n. 3, p. 424–433, 2017.

ISMAEEL, H.; O’SULLIVAN, O. S.; MATUSICK, G. et al. Patterns of tropical forest understory temperatures affected by changes in forest structure and climate. **PNAS Nexus**, v. 3, n. 2, pgae009, 2024.

IUCN; WORLD FLORA ONLINE. *Euterpe precatoria* Mart. Status: Least Concern. **World Flora Online**, 2021.

JACKSON, E. D.; CASOLARO, C.; NEBEKER, R. S. et al. Current and legacy effects of precipitation treatments on growth and nutrition in contrasting crops. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 352, 108513, 2023.

JIA, Y.; KONG, X.; HU, K. et al. PIFs coordinate shade avoidance by inhibiting auxin repressor ARF18 and metabolic regulator QQS. **New Phytologist**, v. 228, n. 2, p. 609–621, 2020.

JIN, C.; ZHA, T.; BOURQUE, C. P.-A. et al. Water use efficiency in tropical plants based on photosynthesis-related parameters. **Science of the Total Environment**, v. 957, 177657, 2024.

KABIR, M. Y.; NAMBEESAN, S. U.; DÍAZ-PÉREZ, J. C. Shade nets improve vegetable performance. **Scientia Horticulturae**, v. 334, 113326, 2024.

KANG, J.; LI, Z.; WU, T. et al. Bioactivities of açai (*Euterpe precatoria* Mart.) fruit pulp: superior antioxidant and anti-inflammatory properties to *Euterpe oleracea* Mart. **Food Chemistry**, v. 133, p. 671–677, 2012.

KARA, N. T.; ARIKAN, B.; CELIK, H. Epigenetic memory and priming in plants. **Genetica**, v. 148, p. 47–54, 2020.

KATO, M. S. A. et al. Allometric equations for estimating biomass of *Euterpe precatoria*, the most abundant palm species in the Amazon. **Forests**, v. 6, n. 2, p. 450–463, 2015.

KIBLER, C. L.; TRUGMAN, A. T.; ROBERTS, D. A. et al. Evapotranspiration regulates leaf temperature and respiration in dryland vegetation. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 339, 109560, 2023.

KITAJIMA, K. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns for seedling shade tolerance of tropical trees. **Oecologia**, v. 98, p. 419–428, 1994.

KOUTOULEAS, A.; SARZYNSKI, T.; BORDEAUX, M. et al. Shaded-Coffee: A nature-based strategy for coffee production under climate change? A review. **Frontiers in Sustainable Food Systems**, v. 6, 877476, 2022.

KRAUSE, G. H.; KOROLEVA, O. Y.; DALLING, J. W. et al. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated gaps. **Plant, Cell & Environment**, v. 24, p. 1345–1352, 2001.

KRÜGER, F. et al. Phenological escape is a transient state under warming: synchrony overrides mismatch between canopy trees and understory plant. **Journal of Ecology**, v. 112, n. 2, p. 332–347, 2024.

KUMARATHUNGE, D. P.; MEDLYN, B. E.; DRAKE, J. E. et al. Photosynthetic temperature responses in leaves and canopies: why temperature optima may disagree at different scales. **Tree Physiology**, v. 44, n. 11, tpae135, 2024.

KUPERS, S. J. et al. Performance of tropical forest seedlings under shade and drought: an interspecific trade-off in demographic responses to climatic drivers. **Scientific Reports**, v. 9, 18784, 2019.

LAMBERS, H.; CHAPIN, F. S. III; PONS, T. L. **Plant physiological ecology**. 2. ed. New York: Springer, 2008.

LAPOLA, D. M.; AKKERMAN, N.; PEREIRA, E. J. A. L. et al. The drivers and impacts of Amazon forest degradation. **Science**, v. 379, n. 6630, eabp8622, 2023.

LAVINSKY, A. O.; GOMES, F. P.; MIELKE, M. S. et al. Photosynthetic acclimation in shade-developed leaves of *Euterpe edulis* after long-term high light. **Photosynthetica**, v. 52, n. 3, p. 351–357, 2014.

LEAL FILHO, W. et al. Managing ecosystem services in the Brazilian Amazon: the influence of deforestation and forest degradation in the world's largest rain forest. **Geoscience Letters**, v. 12, n. 24, 2025.

LEE, S. W. et al. PHYTOCHROME-INTERACTING FACTORS regulate starch degradation via QUA-QUINE STARCH inhibition in *Arabidopsis*. **The Plant Journal**, v. 114, n. 1, p. 110–123, 2023.

LEGRIS, M.; NIETO, C.; SELLARO, R. et al. Perception and signalling of light and temperature cues in plants. **The Plant Journal**, v. 90, n. 4, p. 683–697, 2017.

LEIVAR, P.; QUAIL, P. H. PIFs: pivotal components in a cellular signaling hub. **Trends in Plant Science**, v. 16, n. 1, p. 19–28, 2011.

LEWIS, V. R.; FARRELL, A. D.; UMAHARAN, P. et al. Genetic variation in high-light responses of *Theobroma cacao*. **Heliyon**, v. 7, e07404, 2021.

LI, Y.; LU, J. Variation in leaf chlorophyll concentration from tropical to cold-temperate forests. **Ecological Indicators**, v. 85, p. 383–389, 2018.

LICHTENTHALER, H. K.; AC, A.; MAREK, M. V. et al. Chlorophyll fluorescence kinetics, photosynthetic activity and pigment composition of blue-shade and half-shade leaves. **Photosynthesis Research**, v. 117, p. 355–366, 2013.

LIU, Y.; JAFARI, F.; WANG, H. Integration of light and hormone signaling pathways in the regulation of plant shade avoidance syndrome. **aBIOTECH**, v. 2, n. 2, p. 131–145, 2021.

LOPES, E.; SOARES-FILHO, B. S.; SOUZA, F. et al. Mapping the socio-ecology of NTFP extraction: açaí (*Euterpe precatoria*) in Acre. **Landscape and Urban Planning**, v. 188, p. 110–117, 2019.

LUO, D.; HUANG, G.; ZHANG, Q. et al. Mesophyll cell density and wall traits regulate growth under shading in rapeseed. **Annals of Botany**, v. 132, n. 5, p. 963–978, 2023.

MA, R. Y.; ZHANG, J. L.; CAVALERI, M. A. et al. High net carbon gain efficiency contributes to shade tolerance of palms. **PLoS One**, v. 10, e0140384, 2015.

MAHMOOD, A.; HU, Y.; TANNY, J.; ASANTE, E. A. Effects of shading and insect-proof screens on crop microclimate and production: a review of recent advances. **Scientia Horticulturae**, v. 241, p. 241–251, 2018.

MALLARD, F.; NOLTE, V.; SCHLÖTTERER, C. The evolution of phenotypic plasticity in response to temperature stress. **Genome Biology and Evolution**, v. 12, p. 2429–2440, 2020.

MARENGO, J. A.; ESPINOZA, J. C. Changes in climate and land use over the Amazon: variability and trends. **Frontiers in Earth Science**, v. 6, 228, 2018.

MARTINOT, J. F.; PEREIRA, H. S.; SILVA, S. C. P. Coletar ou cultivar: as escolhas dos produtores de açaí-da-mata (*Euterpe precatoria*) do Amazonas. **Revista de Economia e Sociologia Rural**, v. 55, n. 4, 2017.

MARTINS, M. O.; SOUZA, T.; DE MELO, I. R. et al. Physiological traits and biomass production of two *Euterpe* species under drought. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 70, p. 1–10, 2023.

MARTIUS, C. F. P. von. *Euterpe precatoria*. In: D'ORBIGNY, A. D. **Voyage dans l'Amérique Méridionale**, v. 7, n. 3, p. 10, 1842.

MATRICARDI, E. A. T.; SKOLE, D. L.; PEDLOWSKI, M. A. et al. Long-term forest degradation surpasses deforestation in the Brazilian Amazon. **Science**, v. 369, n. 6509, p. 1378–1382, 2020.

McGOWAN, H. A.; LOWRY, A. L.; GRAY, M. A. Optimum temperatures for photosynthesis in subtropical ecosystems. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, v. 125, e2020JG005678, 2020.

MELO, G. da S. **Produtividade do açaizeiro (*Euterpe precatoria* Mart.) em sistemas de produção no Sul do Amazonas**. 2022. Dissertação (Mestrado) — Universidade Federal do Amazonas, Manaus, 2022.

MELO, G. da S.; COSTA, F. S. da; SILVA, L. C. da. Productivity of açaí *Euterpe precatoria* and management recommendations in South Amazonas. **Revista de Gestão Social e Ambiental**, v. 18, n. 3, e06972, 2024.

MESA, L.; GALEANO, G. Manejo actual del asaí (*Euterpe precatoria* Mart.) para la producción de frutos en el sur de la Amazonia colombiana. **Colombia Forestal**, v. 17, n. 1, p. 77–99, 2014.

MIDDLEBY, K. B.; CHEESMAN, A. W.; CERNUSAK, L. A. Impacts of elevated temperature and VPD on tropical tree gas exchange. **New Phytologist**, v. 243, p. 648–661, 2024.

MILENKOVIĆ, L.; CERIC, E.; STANOJEVIĆ, J. et al. Does photoselective netting influence yield, chemical composition and sensory quality? **Frontiers in Plant Science**, v. 16, 1540520, 2025.

MILLS, C.; VON CAEMMERER, J.; EVANS, J. R. The poorly-explored stomatal response to temperature at constant evaporative demand. **Plant, Cell & Environment**, v. 47, p. 3428–3446, 2024.

MONTGOMERY, B. L. Spatiotemporal phytochrome signaling during photomorphogenesis. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, 480, 2016.

- MU, Y.; JONES, C. An observational analysis of precipitation and deforestation age in the Brazilian Legal Amazon. **Atmospheric Research**, v. 271, 106122, 2022.
- MUÑOZ, G.; ASLAN, C. E.; KAYS, R. et al. The mutualism–antagonism continuum in Neotropical palm–animal interactions. **Ecology Letters**, v. 22, n. 12, p. 1901–1912, 2019.
- MUSCARELLA, R. et al. The global abundance of tree palms. **Global Ecology and Biogeography**, v. 29, n. 10, p. 1816–1831, 2020.
- MUTHUSAMY, M.; KIM, J. A.; JEONG, M. J. et al. Blue and red light upregulate α -expansin 1 in *Brassica rapa* and promote leaf and root growth. **Plant Growth Regulation**, v. 91, p. 75–87, 2020.
- NAKAZONO, E. M.; COSTA, M. C.; FUTATSUGI, K.; PAULILO, M. T. S. Crescimento inicial de *Euterpe edulis* em diferentes regimes de luz. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 24, p. 173–179, 2001.
- NASCIMENTO, W. M. O.; GATTI, L. A. P. **Produção de mudas de açaizeiro em recipientes de diferentes volumes**. Belém: Embrapa Amazônia Oriental, Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, n. 143, 2020.
- NGUYEN, G. N.; LANTZKE, N.; VAN BURGEL, A. Effects of shade nets on microclimate, growth and yield of eggplant. **Horticulturae**, v. 8, n. 8, 696, 2022.
- NGUYEN, H. C.; LIN, K.-H.; HSIUNG, T.-C. et al. Photosynthesis in two *Calathea* species. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 19, n. 3, 704, 2018.
- NOGUEIRA, S. R.; SILVA, I. M. da; MACEDO, P. E. F. de; LUNZ, A. M. P.; ANDRADE NETO, R. C. **Controle de antracnose em açaí-solteiro (*Euterpe precatoria*) no Acre**. Rio Branco, AC: Embrapa Acre, 2018. 6 p. (Comunicado Técnico, 197).
- NOVICK, K. A. et al. The impacts of rising vapour pressure deficit in natural and agricultural systems. **Plant, Cell & Environment**, v. 47, p. 3561–3589, 2024.
- NUNES, C. A. et al. Widespread seasonal tree mortality regulates Amazon forest carbon dynamics. **Nature Communications**, v. 13, 7278, 2022.
- NUNES, M. H. et al. Forest fragmentation impacts the seasonality of Amazonian evergreen canopies. **Nature Communications**, v. 13, 917, 2022.
- NUNES, S.; GASTAUER, M.; CAVALCANTE, R. B. L. et al. Challenges and opportunities for large-scale reforestation in the Eastern Amazon using native species. **Forest Ecology and Management**, v. 466, 118120, 2020.
- NÚÑEZ-AVELLANEDA, L. A.; ROJAS-ROBLES, R. Pollination ecology of palms in the Neotropics: a review. **Journal of Pollination Ecology**, v. 32, p. 146–167, 2023.
- PANIAGUA-ZAMBRANA, N.; BUSSMANN, R. W.; MACÍA, M. J. The socioeconomic context of the use of *Euterpe precatoria* and *E. oleracea* in Bolivia and Peru. **Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine**, v. 13, 32, 2017.

- PEGUERO-PINA, J. J.; SISÓ, S.; FLEXAS, J. et al. Coordinated modifications in mesophyll conductance and photosynthetic capacity in response to shade in *Pinus sylvestris*. **Tree Physiology**, v. 37, n. 8, p. 1084–1094, 2017.
- PETRELLA, D. P.; WORKMASTER, B. A.; EDDY, E. J. et al. Layering contrasting photoselective filters improves the simulation of natural shade. **Plant Methods**, v. 18, 2022.
- PETRÁŠEK, J.; FRIML, J. Auxin transport routes in plant development. **Development**, v. 136, p. 2675–2688, 2009.
- PLOMION, C.; LEPROVOST, G.; STOKES, A. Wood formation in trees. **Plant Physiology**, v. 127, p. 1513–1523, 2001.
- POORTER, H.; NAGEL, O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 27, p. 595–607, 2000.
- POORTER, H.; NIINEMETS, Ü.; NTAGKAS, N. et al. A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits. **New Phytologist**, v. 223, n. 3, p. 1073–1105, 2019.
- POORTER, H.; NIINEMETS, Ü.; POORTER, L.; WRIGHT, I. J.; VILLAR, R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New Phytologist**, v. 182, p. 565–588, 2009.
- POORTER, H.; NIKLAS, K. J.; REICH, P. B. et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist**, v. 193, n. 1, p. 30–50, 2012.
- POORTER, L. Growth responses of fifteen rain-forest tree species to a light gradient. **Functional Ecology**, v. 13, n. 3, p. 396–410, 1999.
- PORTELA, R. C. Q.; COLMENARES-TREJOS, S. L.; MATTOS, E. A. Linking plant functional traits to demography in a fragmented landscape. **Forest Ecology and Management**, v. 498, 119547, 2021.
- PROCKO, C.; BURKO, Y.; JAILLAIS, Y. et al. The epidermis coordinates auxin-induced stem growth in response to shade. **Genes & Development**, v. 30, n. 13, p. 1529–1541, 2016.
- QUEVEDO-ROJAS, A.; GARCÍA-NÚÑEZ, C.; JEREZ-RICO, M. et al. Leaf acclimation strategies to contrasting light conditions in saplings of different shade tolerance in a tropical cloud forest. **Functional Plant Biology**, v. 45, p. 968–982, 2018.
- R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2024. Disponível em: <https://www.R-project.org>. Acesso em: 18 set. 2025.
- RAHMAN, M.; BILLAH, M.; RAHMAN, M. O. et al. Competition, light interception and traits in tree growth variation in South Asian tropical forests. **Forest Ecology and Management**, v. 483, 118908, 2021.
- RAHMAN, M.; ISLAM, M.; GEBREKIRSTOS, A. et al. Trends in tree growth and intrinsic water-use efficiency in the tropics. **Trees**, v. 33, p. 623–640, 2019.

- RAMOS, S. L. F.; CARNAVAL, A. C.; OLIVEIRA, M. S. P. et al. Paternity analysis, pollen flow and spatial genetic structure in *Euterpe precatoria*. **Ecology and Evolution**, v. 8, n. 22, p. 11143–11161, 2018.
- RAMOS, S. L. F.; FREITAS, M. A. B.; NAZARENO, A. G. et al. Genetic structure in populations of *Euterpe precatoria* Mart. in the Brazilian Amazon. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 8, 603448, 2021.
- RAPNOUIL, T. L. et al. Light intensity mediates phenotypic plasticity and leaf trait regionalization in a tank bromeliad. **Annals of Botany**, v. 132, n. 3, p. 443–454, 2023.
- REIS, M. S. et al. Management and conservation of natural populations in Atlantic forest: the case study of palm heart (*Euterpe edulis*). **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 894–902, 2014.
- ROCHA, S. Y. N. da; FERREIRA, M. J.; CLEMENT, C. R. et al. Systematic review of the state of knowledge about açaí-do-Amazonas (*Euterpe precatoria* Mart., Arecaceae). **Plants**, v. 14, n. 15, p. 2439, 2025.
- RODRÍGUEZ, M. S.; MARTÍNEZ LEÓN, A. J.; PORRAS, L. S. et al. Flavonoid and phenolic quantification from açaí (*Euterpe oleracea*; *Euterpe precatoria*), mirití (*Mauritia flexuosa*) and cupuaçu (*Theobroma grandiflorum*) using LC-QqQ-MS. **Plants**, v. 14, n. 17, p. 2632, 2025.
- ROSÁRIO, F. S. et al. Growth of açaizeiro (*Euterpe precatoria* Mart.) intercropped with banana. **South American Journal of Basic Education, Technical and Technological**, v. 6, n. 1, p. 45–56, 2019.
- SAKAKIBARA, H. Cytokinins: activity, biosynthesis and translocation. **Annual Review of Plant Biology**, v. 57, p. 431–449, 2006.
- SALM, R. Stem density and growth of *Attalea maripa* and *Astrocaryum aculeatum*: implications for palm distribution. **Biota Neotropica**, v. 4, n. 1, 2004.
- SANTOS, J. A.; OLIVEIRA, I. V. Diferentes recipientes na produção de mudas de açaizeiro. **Research, Society and Development**, v. 10, n. 4, e33810414174, 2021.
- SCHNEIDER, H. M. Characterization, costs, cues and perspectives of phenotypic plasticity. **Annals of Botany**, v. 130, n. 2, p. 131–148, 2022.
- SEXTON, T. M.; STEBER, C. M.; COUSINS, A. B. Leaf temperature impacts canopy water use efficiency independent of changes in leaf level water use efficiency. **Journal of Plant Physiology**, v. 258–259, art. no. 153357, 2021.
- SHARP, R. E.; LENOBLE, M. E. ABA, ethylene and the control of shoot and root growth under water stress. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, p. 33–47, 2002.
- SILVA, J. F. **Production of açaí seedlings (*Euterpe oleracea* Mart.) under different light and dormancy breaking conditions**. 2018. Dissertação (Mestrado) — Universidade Federal do Acre, 2018.
- SILVA, J. M. N.; GONÇALVES, F. G.; ROSA, C. A. et al. Structure and composition of terra firme and seasonally flooded várzea forests in the Western Brazilian Amazon. **Forests**, v. 11, n. 12, 1361, 2020.

SILVA, J. Z.; LAUTERJUNG, M. B.; REIS, M. S. Influence of reproduction and basal area on the increment of *Euterpe edulis*. **Floresta e Ambiente**, v. 27, n. 4, e20180058, 2020.

SILVA NETO, O. P. da; MIRANDA, I.; BARBOSA, E. et al. Seedling morphology of *Euterpe precatoria* under levels of irradiance. **Journal of Agricultural Science**, v. 7, n. 10, 2015.

SILVEIRA, J. T. da; ROSA, A. P. C. da; MORAIS, M. G. de et al. An integrative review of açaí (*Euterpe oleracea* and *Euterpe precatoria*). **Food Research International**, v. 173, 113304, 2023.

SLOT, M.; GARCIA, M. N.; WINTER, K. Temperature response of CO₂ exchange in three tropical tree species. **Functional Plant Biology**, v. 43, n. 5, p. 468–478, 2016.

SLOT, M.; RIFAI, S. W.; EZE, C. E. et al. Stomatal response to VPD drives apparent temperature response of photosynthesis in tropical forests. **New Phytologist**, v. 244, n. 4, p. 1238–1249, 2024.

SLOT, M.; WINTER, K. In situ temperature response of photosynthesis of 42 tree and liana species in the canopy of a neotropical forest. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 14, p. 3769–3778, 2017.

SLOT, M.; WINTER, K. The effects of rising temperature on the ecophysiology of tropical forest trees. In: GOLDSTEIN, G.; SANTIAGO, L. S. (ed.). **Tropical tree physiology (Tree Physiology 6)**. Cham: Springer, 2016.

SONG, B.; ZHAO, H.; DONG, K. et al. Phytochrome A inhibits shade-avoidance responses under strong shade via brassinosteroid pathway repression in *Arabidopsis*. **The Plant Journal**, v. 104, n. 6, p. 1520–1534, 2020.

SU, Y. et al. Rapid photosynthetic acclimation of soybean to fluctuating light is linked to the efficiency of electron transport. **Plant Physiology**, v. 194, n. 2, p. 778–792, 2024.

SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. **Trends in Plant Science**, v. 5, p. 537–542, 2000.

SYLVESTER, O.; AVALOS, G. Influence of light conditions on the allometry and growth of *Geonoma undata* subsp. *edulis* (Arecaceae). **American Journal of Botany**, v. 100, n. 12, p. 2357–2363, 2013.

TAO, Y.; FERRER, J.-L.; LJUNG, K. et al. Rapid synthesis of auxin via a new tryptophan-dependent pathway is required for shade avoidance in *Arabidopsis*. **Cell**, v. 133, p. 164–176, 2008.

TARVAINEN, L.; WITTEMANN, M.; MUJAWAMARIYA, M. et al. Handling the heat — photosynthetic thermal stress in tropical trees. **New Phytologist**, v. 233, p. 236–250, 2022.

TEIXEIRA, B.; TEIXEIRA, G.; DARNET, E. et al. A review of the genus *Euterpe*: botanical and genetic aspects of açaí, the purple gold of the Amazon. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 208, n. 1, p. 1–13, 2025.

TER STEEGE, H. et al. Biased-corrected richness estimates for the Amazonian tree flora. **Scientific Reports**, v. 10, 10130, 2020.

TILMAN, D. **Resource competition and community structure**. Princeton: Princeton University Press, 1982.

TINYA, F. et al. The effects of artificial canopy gaps on natural regeneration in temperate mixed forests — a systematic review and meta-analysis. **Forest Ecology and Management**, v. 558, 122471, 2025.

TIWARI, R. et al. Contrasting seasonal variation of photosynthesis in evergreen and deciduous tropical trees. **Physiologia Plantarum**, v. 177, n. 4, e70410, 2025.

TOMLINSON, P. B. **The structural biology of palms**. Oxford: Clarendon Press; New York: Oxford University Press, 1990.

TOMLINSON, P. B. The uniqueness of palms. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 151, p. 5–14, 2006.

TOMLINSON, P. B.; HUGGETT, B. A. Cell longevity and sustained primary growth in palm stems. **American Journal of Botany**, v. 99, n. 12, p. 1891–1902, 2012.

TURGUT-KARA, N.; ARIKAN, B.; CELIK, H. Epigenetic memory and priming in plants. **Genetica**, v. 148, p. 47–54, 2020.

VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü. Shade tolerance: a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 39, p. 237–257, 2008.

VALVERDE-BARRANTES, O. J. et al. Effects of canopy openness on seedling survival and growth in monodominant tropical forests. **Journal of Tropical Forest Science**, v. 34, n. 1, p. 34–47, 2022.

VILLALOBOS-SOUBLETT, E.; GUTIÉRREZ-GAMBOA, G.; BALBONTÍN, C. et al. Effect of shading nets on yield, leaf biomass and petiole nutrients of a Muscat of Alexandria vineyard. **Horticulturae**, v. 7, n. 11, 445, 2021.

WAGNER, F.; ROSSI, V.; AUBRY-KIENTZ, M. et al. Pan-tropical analysis of climate effects on seasonal tree growth. **PLOS ONE**, v. 9, n. 3, e92337, 2014.

WANG, X.; GAO, X.; LIU, Y. et al. Progress of research on the regulatory pathway of the plant shade-avoidance syndrome. **Frontiers in Plant Science**, v. 11, 439, 2020.

WINSTANLEY, P. et al. Post-logging canopy gap dynamics and forest regeneration assessed using airborne LiDAR time series. **Remote Sensing**, v. 16, n. 13, 2319, 2024.

WIT, M. de; LORRAIN, S.; FANKHAUSER, C. Auxin-mediated architectural changes in response to shade and high temperature. **Physiologia Plantarum**, v. 151, n. 1, p. 13–24, 2013.

XIONG, D.; CHEN, J.; YU, T. et al. SPAD-based leaf nitrogen estimation is impacted by environment and leaf traits. **Scientific Reports**, v. 5, 13389, 2015.

YAMAGUCHI, K. K. de L.; PEREIRA, L. F. R.; LAMARÃO, C. V. et al. Amazon açai: chemistry and biological activities — a review. **Food Chemistry**, v. 179, p. 137–151, 2015.

YUAN, Y.; WANG, X.; SHI, M.; WANG, P. Performance comparison of RGB and multispectral vegetation indices based on machine learning for estimating *Hopea hainanensis* SPAD values under different shade conditions. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, art. no. 928953, 2022.

ZHANG, Q.; BI, G.; LI, T. et al. Color shade nets affect growth and seasonal leaf quality of *Camellia sinensis* in Mississippi, USA. **Frontiers in Nutrition**, v. 9, 786421, 2022.

ZHAO, X.; FAN, J.; ZHANG, S. et al. Shade effects on growth, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of three *Paeonia* species. **PeerJ**, v. 8, e8559, 2020.

ZHONG, S.; SHI, H.; XUE, C. et al. A molecular framework for light and ethylene control of cell elongation. **Plant Cell**, v. 24, p. 4834–4848, 2012.

ZONA, S. The mutualism–antagonism continuum in Neotropical palm–animal interactions: an interaction outcomes and partner identity approach. **Palms**, v. 66, p. 126–147, 2022.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho avança, de forma integrada, o entendimento e o manejo prático da luz para *Euterpe precatoria* em duas frentes complementares — viveiro e campo — ao traduzir evidências ecofisiológicas e estatísticas em diretrizes operacionais para restauração ecológica e sistemas agroflorestais (SAFs) na Amazônia Ocidental. A articulação entre um experimento controlado de sombreamento em viveiro e uma trajetória longitudinal em campo evidencia que o desempenho morfofuncional da espécie não é maximizado em extremos de irradiância, mas em uma faixa intermediária de luz, na qual se conciliam interceptação, eficiência assimilatória e robustez estrutural.

No viveiro, a convergência consistente de ótimos em torno de 45–55% de sombreamento — refletidos em biomassa total, área foliar e Índice de Qualidade de Dickson (IQD) — evidencia que a qualidade de muda transcende o simples “crescer rápido”, passando a envolver a manutenção de proporções estruturais adequadas. Verifica-se que a sombra excessiva ($\geq 80\%$) induz alongamento e elevação da relação H/SD, característica de estiolamento, enquanto a redução gradual do sombreamento nas fases finais favorece o espessamento caulinar e o aumento da fração radicular, atributos diretamente relacionados à prontidão para o estresse pós-plantio. Esses resultados materializam, na prática, o *Target Plant Concept*, ao permitir especificar, produzir e entregar a muda “certa para o sítio”, com arquitetura e fisiologia coerentes com o ambiente de implantação.

Em campo, verificou-se que ótimos operacionais entre 35–50% de sombreamento nos anos iniciais sustentam o crescimento em altura e, sobretudo, promovem ganhos significativos em diâmetro do colo e expansão de copa, resultando em indivíduos mais robustos (menor relação H/SD). A retirada das telas (fase pós-sombra) desencadeia um comportamento análogo à “liberação por clareira”, caracterizado por aceleração do espessamento e da expansão de copa, acompanhada de redução da relação H/SD, indicando correção do estiolamento acumulado sob sombreamento mais intenso. Importa salientar que o desenho experimental avaliou a retirada completa das telas, e não protocolos escalonados; assim, estratégias graduais de remoção configuram hipóteses de manejo que demandam validação em estudos futuros.

A integração com dados climáticos recentes reforça um enfoque de manejo clima-sensível. Verifica-se que a precipitação antecedente favorece a emissão foliar e a expansão de copa, enquanto a temperatura recente impulsiona a altura e o espessamento do caule. Tais efeitos mostram-se mais pronunciados sob luz moderada, sugerindo que o sombreamento intermediário contribui para amortecer estresses térmicos e evaporativos, ampliando as janelas seguras de crescimento. Essa constatação ressalta a importância de incorporar variáveis

climáticas antecedentes (chuva e temperatura dos 30–60 dias prévios) às rotinas operacionais, ajustando práticas e expectativas de incremento com base no histórico climático recente.

Do ponto de vista aplicado, o estudo estabelece diretrizes claras para diferentes fases do manejo. Na produção de mudas, recomenda-se manter 45–55% de sombreamento até a maturação funcional (8–10 MAP), buscando combinações de IQD elevado, baixa relação H/SD e relação S/R equilibrada, com uso de SPAD e H/SD como indicadores precoces de desajustes morfofisiológicos. Na implantação em campo, níveis de 35–50% de sombreamento nos primeiros anos mostram-se mais adequados, especialmente em áreas de sequeiro e/ou sob VPD elevado, devendo-se monitorar H/SD, diâmetro do colo e saldo foliar para definir o momento oportuno de retirada das telas. No manejo pós-sombra, a remoção das telas deve ser planejada em janelas climáticas quentes e úmidas, a fim de mitigar fotoinibição e potencializar o impulso de crescimento, reconhecendo-se que protocolos de modulação fina ainda exigem validação experimental.

Do ponto de vista metodológico, a combinação de modelos lineares mistos com termos quadráticos de tempo e sombreamento, superfícies de resposta e síntese multivariada fornece um arcabouço analítico replicável, que supera comparações pontuais entre médias. Essa abordagem permite descrever trajetórias, quantificar curvaturas e delimitar zonas ótimas em dois eixos (tempo $\times$ luz), aproximando a estatística do cotidiano de viveiros e áreas de restauração e possibilitando a simulação de cenários e a tomada de decisão com intervalos de confiança explícitos.

Algumas limitações devem ser consideradas na interpretação dos resultados. Os achados estão ancorados em um sítio específico (Argissolo Vermelho em Rio Branco–AC), com material genético local, um tipo de tela (preta, foto-não-seletiva) e janelas definidas de medição ecofisiológica. Não foram explorados, de forma explícita, gradientes nutricionais, competição interespecífica em consórcios complexos, redes fotoseletivas, traços hidráulicos ou fluorescência da clorofila ao longo de toda a cronologia, dimensões que podem refinar mecanicamente as recomendações aqui apresentadas.

A partir desses resultados, delineia-se uma agenda de pesquisa que inclui: (i) estudos multissítios para validação dos ótimos sob diferentes condições pedoclimáticas; (ii) comparação de tecnologias e arranjos de sombreamento; (iii) avaliações econômicas da viabilidade operacional dos diferentes níveis de sombreamento; (iv) aprofundamento mecanístico dos processos ecofisiológicos envolvidos; e (v) testes de protocolos de retirada gradativa das telas, bem como o desenvolvimento de ferramentas de apoio à decisão que

traduzam as recomendações em rotinas simples e operacionalizáveis por viveiristas, extensionistas e produtores.

Em síntese, o estudo consolida um roteiro prático e cientificamente fundamentado para o manejo de luz em *E. precatoria*: produzir mudas sob sombreamento intermediário visando robustez estrutural, implantar em campo mantendo luz moderada nos anos críticos e planejar a retirada das telas em contexto climático favorável, de modo a induzir uma “liberação” de crescimento com menor risco. Ao alinhar plasticidade fenotípica, microclima e clima recente, o trabalho oferece um conjunto de orientações aplicáveis a viveiros e projetos de restauração/SAFs, com potencial de elevar a sobrevivência, reduzir custos de replantio e acelerar a recomposição funcional de paisagens amazônicas. Em última instância, fornece bases técnicas para que *E. precatoria* cumpra de forma plena seu duplo papel: espécie-chave na restauração ecológica e fonte sustentável de renda para comunidades amazônicas.

REFERÊNCIAS GERAIS

- AGRITEMPO. **Sistema de Monitoramento Agrometeorológico**. Brasília: Ministério da Agricultura e Pecuária; Embrapa, 2025. Disponível em: <https://www.agritempo.agro.gov.br>. Acesso em: 18 set. 2025.
- AGUIAR, F. F. A.; BILIA, D. A. C.; KANASHIRO, S. et al. Germinação de sementes de *Rhapis excelsa* (Thunb.) Henry ex Rehder: efeitos da temperatura, luz e substrato. **Hoeheia**, v. 32, p. 119–126, 2005.
- AJMI, A.; VAZQUEZ, S.; MORALES, F. et al. Prolonged artificial shade affects morphological, anatomical, biochemical and ecophysiological behavior of young olive trees (cv. Arbosana). **Scientia Horticulturae**, v. 241, p. 275–284, 2018.
- ALBERT, J. S.; CARNAVAL, A. C.; FLANTUA, S. G. A. et al. Human impacts outpace natural processes in the Amazon. **Science**, v. 379, n. 6630, eabo5003, 2023.
- ALMEIDA, U. O. de. **Consórcio de bananeira terra, cultivar D'Angola, com açaizeiro (*Euterpe precatoria* Mart.) em diferentes espaçamentos**. 2014. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Acre, Rio Branco, 2014.
- ALMEIDA, U. O. de; OLIVEIRA, L. C.; SILVA, S. A. et al. **Produção de bananeira cv. D'Angola consorciada com açaizeiro solteiro em diferentes arranjos de plantio**. In: CONGRESSO DE SISTEMAS AGROFLORESTAIS DO ACRE, 4., 2019, Rio Branco. **Anais...** Rio Branco: Embrapa, 2019. p. 1–4.
- ALMEIDA, U. O.; ANDRADE NETO, R. C.; ARAÚJO, J. M. et al. Crescimento de açaizeiro (*Euterpe precatoria* Mart.) consorciado com bananeira. **South American Journal of Basic Education, Technical and Technological**, v. 5, p. 1–10, 2018.
- ALMEIDA, U. O.; ANDRADE NETO, R. C.; LUNZ, A. M. P. et al. Environment and slow-release fertilizer in the production of *Euterpe precatoria* seedlings. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 48, n. 4, p. 382–389, 2018.
- ALMEIDA, U. O.; ANDRADE NETO, R. C.; CADES, M. et al. Crescimento e rendimento de bananeira consorciada com açaizeiro (*Euterpe precatoria* L.). **South American Journal of Basic Education, Technical and Technological**, v. 6, p. 95–106, 2019.
- ALON, E.; SHAPIRA, O.; AZOULAY-SHEMER, T. et al. Shading nets reduce canopy temperature and improve photosynthetic performance in 'Pinkerton' avocado trees during extreme heat events. **Agronomy**, v. 12, n. 6, 1360, 2022.
- ANDERSON, J. M.; HORTON, P.; KIM, E.-H.; CHOW, W. S. Towards elucidation of dynamic structural changes of plant thylakoid architecture. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 367, n. 1608, p. 3515–3524, 2012.
- ANTEZANA-VERA, S. A.; MARENCO, R. A. Intra-annual tree growth responds to micrometeorological variability in the central Amazon. **iForest – Biogeosciences and Forestry**, v. 14, n. 3, p. 242–249, 2021.

ARAGÃO, L. E. O. C.; ANDERSON, L. O.; FONSECA, M. G. et al. 21st-century drought-related fires counteract the decline of Amazon deforestation carbon emissions. **Nature Communications**, v. 9, 536, 2018.

ARAÚJO, C. S.; LUNZ, A. M. P.; SANTOS, V. B. et al. Use of agro-industry residues as substrate for the production of *Euterpe precatoria* seedlings. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 50, e58709, 2020.

ARAÚJO, C. S.; LUNZ, A.; ANDRADE NETO, R. et al. Shade-driven morphophysiological plasticity buffers light–water co-limitation and enhances rainfed field establishment of the Amazonian palm *Euterpe precatoria*. **Authorea Preprints**, 2025.

ARAÚJO, J. M.; ANDRADE NETO, R. C.; ALMEIDA, U. O. et al. Production of açaí seedlings under different shade levels and controlled release fertilizer. **Revista de Agricultura Neotropical**, v. 10, n. 3, e7325, 2023.

ARAÚJO, J. M.; ANDRADE NETO, R. C.; OLIVEIRA, J. R. et al. Shading and slow-release fertilizer effects on the growth characteristics of assai seedlings (*Euterpe oleracea*). **Floresta e Ambiente**, v. 26, n. 3, e20180019, 2019.

ARAÚJO, J. M.; ANDRADE NETO, R. C.; RODRIGUES, M. J. S. et al. Shading and controlled-release fertilizer in the production of *Oenocarpus bataua* Mart. seedlings. **Comunicata Scientiae**, v. 14, e3988, 2023.

ARSHAD, R.; SACCON, F.; BAG, P. et al. A kaleidoscope of photosynthetic antenna proteins and their emerging roles. **Plant Physiology**, v. 189, p. 1204–1219, 2022.

ARTHURS, S. P.; STAMPS, R. H.; GIGLIA, F. Environmental modification inside photoselective shadehouses. **HortScience**, v. 48, n. 8, p. 975–979, 2013.

ASITOAKOR, B. K.; VAAST, P.; RÆBILD, A. et al. Selected shade tree species improved cocoa yields in low-input agroforestry systems in Ghana. **Agricultural Systems**, v. 202, 103476, 2022.

AUGSPURGER, C. K.; SALK, C. F. Understory plants evade shading in a temperate deciduous forest amid climate variability by shifting phenology in synchrony with canopy trees. **PLOS ONE**, v. 19, n. 6, e0306023, 2024.

AVALOS, G. Growth of the neotropical palm *Euterpe precatoria* (Arecaceae) under sun and shade conditions in an agroforestry system in Costa Rica. **Brenesia**, v. 85–86, p. 16–23, 2016.

AVALOS, G. Light ecology of palms in tropical forests. **Brenesia**, v. 85–86, p. 107–134, 2016.

AVALOS, G. Shade tolerance within the context of the successional process in tropical rain forests. **Revista de Biología Tropical**, v. 67, n. 2, e37206, 2019.

AVALOS, G.; CAMBRONERO, M.; ÁLVAREZ-VERGNANI, C. Allometric models to estimate carbon content in Arecaceae based on seven species of Neotropical palms. **Frontiers in Forests and Global Change**, v. 5, 2022.

AVALOS, G.; FERNÁNDEZ-OTÁROLA, M. Allometry and stilt root structure of the neotropical palm *Euterpe precatoria* (Arecaceae) across sites and successional stages. **American Journal of Botany**, v. 97, n. 10, p. 1632–1640, 2010.

AVALOS, G.; FERNÁNDEZ-OTÁROLA, M.; ENGELN, J. T. Successional stage, fragmentation and exposure to extraction influence the population structure of *Euterpe precatoria* (Arecaceae). **Revista de Biología Tropical**, v. 61, n. 3, p. 1415–1424, 2013.

AVELINO, N. R.; GOMES, S. H. M.; SILVA, R. F. L. et al. Alocação de biomassa e indicadores de crescimento para a avaliação da qualidade de mudas de espécies florestais nativas. **Ciência Florestal**, v. 31, n. 4, p. 1629–1644, 2021.

ÁVILA-LOVERA, E.; BLANCO, H.; MÓVIL, O.; SANTIAGO, L. S.; TEZARA, W. Shade tree species affect gas exchange and hydraulic conductivity of cacao cultivars in an agroforestry system. **Tree Physiology**, v. 41, n. 2, p. 240–253, 2021.

BACON, C. D.; DEXTER, K. G.; PÉREZ-ESCOBAR, O. A. et al. The impact of species complexes on tree abundance patterns in Amazonia. **PLOS Biology**, v. 20, n. 1, e3001493, 2022.

BACON, C. D.; SILVESTRO, D.; JARAMILLO, C. et al. Phylogeny, historical biogeography and diversification rates in an economically important group of Neotropical palms: tribe Euterpeae. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 132, p. 67–79, 2018.

BAKER, W. J.; DRANSFIELD, J. Beyond Genera Palmarum: progress and prospects in palm systematics. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 182, p. 207–233, 2016.

BALLARÉ, C. L. Light regulation of plant defense. **Annual Review of Plant Biology**, v. 65, p. 335–363, 2014.

BALLARÉ, C. L.; PIERIK, R. The shade-avoidance syndrome: multiple signals and ecological consequences. **Plant, Cell & Environment**, v. 40, n. 11, p. 2530–2543, 2017.

BARBOSA, J. E. C.; FERRAZ, M. G. **Açaizeiro no estuário amazônico: manejo comunitário, utilização e comercialização da espécie *Euterpe oleracea* Mart. e a atuação do IBAMA na Floresta Nacional de Caxiuanã, Melgaço/Portel, Pará.** In: SEMINÁRIO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DO MUSEU GOELDI, 15., 2007, Belém. **Livro de Resumos**. Belém: MPEG, 2007.

BLOOM, A. J.; CHAPIN, F. S.; MOONEY, H. A. Resource limitation in plants—an economic analogy. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, p. 363–392, 1985.

BOESE, S.; JUNG, M.; CARVALHAIS, N.; TEULING, A. J.; REICHSTEIN, M. Water use efficiency of temperate forests from leaf to stand scales: a bottom-up validation of global remote sensing data. **Ecohydrology**, v. 10, n. 8, e1896, 2017.

BRASIL. MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE. **Caderno do agente de assistência técnica e extensão rural: açaí**. Brasília, DF: MMA, 2016.

BRAZ, M. I. G.; MATTOS, E. A.; MOURA, R. L. et al. Ample germination ability under wide-ranging environmental conditions in a common understory tropical palm. **Plant Species Biology**, v. 31, p. 104–113, 2016.

BRONDÍZIO, E. S. **The Amazonian caboclo and the açai palm: forest farmers in the global market**. New York: New York Botanical Garden Press, 2008.

BRUM, H. D.; NASCIMENTO, H. E. M.; LAURANCE, W. F. et al. Rainforest fragmentation and the demography of the economically important palm *Oenocarpus bacaba* in Central Amazonia. **Plant Ecology**, v. 199, n. 2, p. 209–215, 2008.

BRUM, H. D.; SOUZA, A. F. Flood disturbance and shade stress shape the population structure of açai palm *Euterpe precatoria*, the most abundant Amazon species. **Botany**, v. 98, n. 3, p. 147–160, 2020.

BUCKLEY, T. N.; SACK, L.; FARQUHAR, G. D. Optimal plant water economy. **Plant, Cell & Environment**, v. 40, p. 881–896, 2017.

BUTT, E. W.; BAKER, J. C. A.; SILVA BEZERRA, F. G. et al. Amazon deforestation causes strong regional warming. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, v. 120, n. 45, e2309123120, 2023.

CABI. **Chamaedorea elegans (parlour palm)**. Invasive Species Compendium. Wallingford: CABI, 2023. Disponível em: <https://www.cabi.org/isc/datasheet/108104>.

CALLO-CONCHA, D.; THOMÉ, R. C. A.; VAN DER WAL, H. et al. Mapping the socio-ecology of non-timber forest products (NTFP) extraction in the Brazilian Amazon: the case of açai (*Euterpe precatoria* Mart.) in Acre. **Land Use Policy**, v. 82, p. 367–378, 2018.

CANTEIRO, C. *Euterpe precatoria* Mart. **The IUCN Red List of Threatened Species**, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-2.RLTS.T59466652A59466656.en>. Acesso em: 25 nov. 2025.

CARNEIRO, J. G. de A. **Produção e controle de qualidade de mudas florestais**. Curitiba: UFPR/FUPEF; Campos dos Goytacazes: UENF, 1995.

CARTAXO, C. B. C.; HOMMA, A. K. O.; SOUSA, N. R. et al. **Boas práticas de manejo para o extrativismo sustentável do açai**. Brasília, DF: Embrapa, 2020.

CARTAXO, C. B. C.; HOMMA, A. K. O.; SOUSA, N. R. et al. *Euterpe precatoria* Mart.: boas práticas de produção na coleta e pós-colheita de açai-solteiro*. Rio Branco, AC: Embrapa Acre, 2020.

CARVALHO, R. C.; NAVEGANTES-ALVES, L. F.; CARNEIRO, R. V. et al. Forest restoration in the floodplains of the Amazon estuary subjected to intensive açai management. **Ambiente & Sociedade**, v. 24, p. 1–22, 2021.

CASAL, J. J. Photoreceptor signaling networks in plant responses to shade. **Annual Review of Plant Biology**, v. 64, p. 403–427, 2013.

CASAL, J. J. Shade avoidance. **The Arabidopsis Book**, v. 10, e0157, 2012.

CASTILLO, C. D. A.; MELO, G. S.; COSTA, F. S. et al. Productivity of açai *Euterpe precatoria* and production system management recommendations in the South of the Amazonas. **Revista de Gestão Social e Ambiental**, v. 18, n. 3, e06972, 2024.

- CAVALERI, M. A.; OBERBAUER, S. F.; CLARK, D. B. et al. Height is more important than light in determining leaf morphology in a tropical forest. **Ecology**, v. 91, p. 1730–1739, 2010.
- CAVALERI, M. A.; OBERBAUER, S. F.; RYAN, M. G. Foliar and ecosystem respiration in an old-growth tropical rain forest. **Plant, Cell & Environment**, v. 31, p. 473–483, 2008.
- CERQUEIRA, A. F.; SANTOS, L. R.; BENCHIMOL, M. et al. Habitat loss and canopy openness mediate leaf trait plasticity of an endangered palm in the Brazilian Atlantic Forest. **Oecologia**, v. 196, p. 619–631, 2021.
- CHAZDON, R. L. Leaf display, canopy structure, and light interception of two understory palm species. **American Journal of Botany**, v. 72, n. 10, p. 1493–1502, 1985.
- CHAZDON, R. L. Light variation and carbon gain in rain forest understory palms. **Journal of Ecology**, v. 74, n. 4, p. 995–1012, 1986.
- CHAZDON, R. L.; GUARIGUATA, M. R. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. **Biotropica**, v. 48, n. 6, p. 716–730, 2016.
- CHAZDON, R. L.; PEARCY, R. W. The importance of sunflecks for forest understory plants. **BioScience**, v. 41, n. 11, p. 760–766, 1991.
- CHEN, J.; HE, Z.; WANG, Y. et al. Mechanism underlying the shading-induced chlorophyll accumulation in tea leaves. **Frontiers in Plant Science**, v. 12, 779819, 2021.
- CHOI, D.; JANG, W.; TODA, H. et al. Differences in characteristics of photosynthesis and nitrogen utilization in leaves of *Robinia pseudoacacia* according to leaf position. **Forests**, v. 12, n. 3, 348, 2021.
- COELHO, C. F.; MIRANDA, I.; MELO, Z. et al. Physiological behavior of açaí seedlings (*Euterpe precatoria* Mart.) under increasing levels of irradiance. **Journal of Agricultural Science**, v. 7, n. 3, 2015.
- COLLINS, L. C.; KURSAR, T. A.; STALLARD, R. F. et al. Palm species traits determine soil nutrient effects on seedling performance. **Frontiers in Forests and Global Change**, v. 5, 733636, 2022.
- CONFORTO, E. C.; CONTIN, D. R. Desenvolvimento do açaizeiro de terra firme, cultivar Pará, sob atenuação da radiação solar em fase de viveiro. **Bragantia**, v. 68, n. 4, p. 979–983, 2009.
- CORZO-BACALLAO, J. A.; SALAS-MACÍAS, C. A.; FONSECA-RODRÍGUEZ, O. et al. Influence of tree shade on the growth and chlorophyll content of Arabica coffee plants in an agroforestry system. **Sarhad Journal of Agriculture**, v. 39, supl. 2, p. 37–47, 2023.
- COSGROVE, D. J. Plant cell wall loosening by expansins. **Annual Review of Cell and Developmental Biology**, v. 40, p. 329–352, 2024.
- CUENCA, A.; ASMUSSEN-LANGE, C. B.; BORCHSENIUS, F. A dated phylogeny of the palm tribe Chamaedoreae supports Eocene dispersal between Africa, North and South America. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 46, p. 760–775, 2008.

CUNHA, J. P. B. F.; PIMENTA, J. A.; TOREZAN, J. M. D. et al. N deposition and light availability impact growth and physiology of tropical tree seedlings. **Trees**, v. 39, 70, 2025.

DAPONT, E. C.; SILVA, J. B.; ALVES, C. Z. Initial development of açai plants under shade gradation. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 38, n. 2, e-940, 2016.

DELGADO, J. P. M.; CUNHA, R. N. V.; MORAIS, R. R. et al. Morphology and allometry of juvenile açai palms under cultivation in Central Amazonia. **Horticulturae**, v. 10, n. 10, 1119, 2024.

DER-SP. **ET-DE-S00/004 – Plantio e manutenção de mudas de essências florestais nativas**. São Paulo: Departamento de Estradas de Rodagem do Estado de São Paulo, 2007.

DIAS, L. P.; KUKI, K. N.; PINHEIRO, M. D. et al. Acclimation of macaw palm seedlings to environments with contrasting light. **Scientific Reports**, v. 8, 14820, 2018.

DIAS, M. C.; OLIVEIRA, M. C.; SANTOS, J. et al. **Cadeia produtiva do açai no Amazonas: diagnóstico e perspectivas**. Manaus: Idesam/Sepror, 2020.

DICKSON, A.; LEAF, A. L.; HOSNER, J. F. Quality appraisal of white spruce and white pine seedling stock in nurseries. **The Forestry Chronicle**, v. 36, n. 1, p. 10–13, 1960.

DRACXLER, C. M.; KISSLING, W. D. The mutualism–antagonism continuum in Neotropical palm–frugivore interactions: from interaction outcomes to ecosystem dynamics. **Biological Reviews**, 2021.

DRAPER, F. C. et al. Amazon tree dominance across forest strata. **Nature Ecology & Evolution**, v. 5, p. 744–753, 2021.

EMBRAPA. **Boas práticas na cadeia de produção de açai**. Brasília, DF: Embrapa, 2021.

EMBRAPA. **Espaçamentos indicados e consórcios — Açai**. Agência de Informação Tecnológica, 2023. Disponível em: <https://www.embrapa.br>. Acesso em: 18 set. 2025.

EMBRAPA. **Relatório de avaliação dos impactos de tecnologias: BRS Pará e ações de TT em açazeiro**. Embrapa Amazônia Oriental/Amapá/Amazônia Ocidental, 2023. Disponível em: <https://bs.sede.embrapa.br>. Acesso em: 18 set. 2025.

EVANS, J. R.; POORTER, H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the role of specific leaf area and nitrogen partitioning. **Plant, Cell & Environment**, v. 24, p. 755–767, 2001.

EZE, I. O.; SLOT, M.; WINTER, K. Vapor pressure deficit limits photosynthesis in a tropical forest tree, irrespective of temperature. **Photosynthetica**, v. 62, n. 2, p. 131–140, 2024.

FAO. **Date palm cultivation**. 2. ed. (FAO Plant Production and Protection Paper, n. 156). Rome: FAO, 2018.

FAO. **Global plan of action for the conservation, sustainable use and development of forest genetic resources**. Rome: FAO, 2014.

FARIAS NETO, J. T. de. **BRS Pai d'Égua: cultivar de açaí para terra firme com suplementação hídrica**. Belém: Embrapa Amazônia Oriental, 2019. (Comunicado Técnico, n. 317).

FERNÁNDEZ-MILMANDA, G. L.; BALLARÉ, C. L. Shade avoidance: expanding the color and hormone palette. **Trends in Plant Science**, v. 26, n. 5, p. 509–523, 2021.

FERNÁNDEZ-OTÁROLA, M.; AVALOS, G. Demographic variation across successional stages and their effects on the population dynamics of the neotropical palm *Euterpe precatoria*. **American Journal of Botany**, v. 101, n. 6, p. 1023–1028, 2014.

FERREIRA, E. J. L.; OLIVEIRA, I. C. A.; PINHEIRO, R. M. et al. Exploração, beneficiamento e comercialização dos frutos e da polpa de açaí-solteiro (*Euterpe precatoria* Mart., Arecaceae) em Rio Branco, Acre. **Biodiversidade Brasileira**, v. 15, n. 3, p. 22–31, 2025.

FERREIRA, M. J. et al. Production and quality of açaí seedlings under different cultivation conditions. **Revista Árvore**, v. 46, e4615, 2022.

FLORES, B. M.; MONTROYA, E.; SAKSCHEWSKI, B. et al. Critical transitions in the Amazon forest system. **Nature**, v. 626, n. 7999, p. 555–564, 2024.

FONSECA, L. D. M.; DALAGNOL, R.; MALHI, Y. et al. Phenology and seasonal ecosystem productivity in an Amazonian floodplain forest. **Remote Sensing**, v. 11, 1530, 2019.

FORSMAN, A. Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations and species. **Heredity**, v. 115, p. 276–284, 2015.

FRANKLIN, K. A. Shade avoidance. **New Phytologist**, v. 179, n. 4, p. 930–944, 2008.

FRASER, D. P.; PANTER, P. E.; SHARMA, A. et al. Phytochrome A elevates plant circadian-clock components to suppress shade avoidance in deep-canopy shade. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, v. 118, n. 27, e2108176118, 2021.

FREITAS, M. A. B.; MAGALHÃES, J. L. L.; CARMONA, C. P. et al. Intensification of açaí palm management largely impoverishes tree assemblages in the Amazon estuarine forest. **Biological Conservation**, v. 261, 109251, 2021.

GARCÍA-SALCEDO, A. J.; TORRES-VARGAS, O. L.; DEL MAR CONTRERAS, M. Flavonoid and phenolic quantification from açaí (*Euterpe oleracea* Mart. e *Euterpe precatoria* Mart.), mirití (*Mauritia flexuosa* L.) e cupuaçu (*Theobroma grandiflorum* (Willd. ex Spreng.) Schum) using LC-QqQ-MS. **Plants**, v. 14, n. 17, p. 2632, 2024.

GATTI, M. G.; CAMPANELLO, P. I.; GOLDSTEIN, G. Growth and leaf production in the tropical palm *Euterpe edulis*: light conditions versus developmental constraints. **Flora**, v. 206, n. 8, p. 742–748, 2011.

GJINDALI, A.; JOHNSON, G. N. Photosynthetic acclimation to changing environments. **Biochemical Society Transactions**, v. 51, n. 4, p. 1387–1402, 2023.

GLOBAL FOREST WATCH (GFW). **Brazil: Country Dashboard**. 2025. Disponível em: <https://www.globalforestwatch.org>. Acesso em: 18 set. 2025.

GOMES, J. M.; COUTO, L.; LEITE, H. G. et al. Parâmetros morfológicos na avaliação da qualidade de mudas de *Eucalyptus grandis* em diferentes tamanhos de tubete e dosagens de N–P–K. **Revista Árvore**, v. 26, n. 6, p. 655–664, 2002.

GONÇALVES, D. S. A.; GARCIA, L. C.; BRANCALION, P. H. S. et al. Seeding the Pantanal: orchestrating research to overcome restoration barriers in the world's largest tropical wetland. **Restoration Ecology**, v. 32, e14148, 2024.

GRIFFITH, M. P.; CALKIN, M.; GRIFFITH, M. P. et al. Global ex situ conservation of palms: living treasures for a sustainable future. **Frontiers in Forests and Global Change**, v. 4, 711414, 2021.

GRIME, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **The American Naturalist**, v. 111, n. 982, p. 1169–1194, 1977.

GROSSIORD, C.; BUCKLEY, T. N.; CERNUSAK, L. A. et al. Plant responses to rising vapor pressure deficit. **New Phytologist**, v. 226, p. 1550–1565, 2020.

GUIMARÃES, L. A. O. P.; OLIVEIRA, L. M.; MOURA, N. F. Emergence and vigor of *Euterpe edulis* seedlings under shading and pericarp removal. **Iheringia, Série Botânica**, v. 73, p. 159–166, 2018.

GUTIÉRREZ-GAMBOA, G.; VILLALOBOS-SOUBLETT, E.; GARRIDO-SALINAS, M. et al. Monofilament shading nets improved water use efficiency on high-temperature days in grapevines. **Horticulturae**, v. 10, n. 2, 176, 2024.

HAGER, A. Role of the plasma membrane H⁺-ATPase in auxin-induced elongation growth. **Journal of Plant Research**, v. 116, p. 483–505, 2003.

HAN, R. et al. Molecular mechanisms underlying coordinated responses to shade and environmental stresses. **The Plant Journal**, v. 118, n. 6, p. 1241–1258, 2024.

HARRIS, C. J.; AMTMANN, A.; TON, J. Epigenetic processes in plant stress priming. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 75, 102432, 2023.

HATFIELD, J. L.; PRUEGER, J. H. Temperature extremes: effect on plant growth and development. **Weather and Climate Extremes**, v. 10, p. 4–10, 2015.

HE, L.; WANG, J.; PELTIER, D. M. P. et al. Lagged precipitation effects on plant production across terrestrial biomes. **Nature Ecology & Evolution**, 2025 (ahead of print).

HEBBAR, K. B.; ABHIN, P. S.; JOSE, V. S. et al. Predicting the potential suitable climate for coconut (*Cocos nucifera* L.) cultivation in India under climate change scenarios using the MaxEnt model. **Plants**, v. 11, 731, 2022.

HENDERSON, A. **The palms of the Amazon**. New York: Oxford University Press, 1995.

HENDERSON, A.; GALEANO, G.; BERNAL, R. **A field guide to the palms of the Americas**. Princeton: Princeton University Press, 2019.

HODEL, D. R. **Chamaedorea palms: the species and their cultivation**. Lawrence: Allen Press, 1992.

HOLALU, S. V.; FINLAYSON, S. A. PIFs coordinate shade avoidance by inhibiting auxin repressor ARF18 and metabolic regulator QQS. **New Phytologist**, v. 227, n. 3, p. 767–779, 2020.

HORN, J. W.; FISHER, J. B.; TOMLINSON, P. B. et al. Evolution of lamina anatomy in the palm family (Arecaceae). **American Journal of Botany**, v. 96, n. 8, p. 1462–1486, 2009.

HUNT, R. **Plant growth curves: the functional approach to plant growth analysis**. London: Edward Arnold, 1982.

IBGE. **Produção da Extração Vegetal e da Silvicultura 2024 (PEVS 2024): principais resultados**. Rio de Janeiro: IBGE, 2025.

IBGE. **Sistema IBGE de Recuperação Automática (SIDRA)**. Rio de Janeiro: IBGE, versão 07/2025. Disponível em: <https://sidra.ibge.gov.br>. Acesso em: 18 set. 2025.

ILIĆ, Z. S.; MILENKOVIĆ, L.; ŠUNIĆ, L. et al. Effect of shading by coloured nets on yield and fruit quality of sweet pepper. **Žemdirbystė (Agriculture)**, v. 104, n. 1, p. 53–62, 2017.

IMMANEN, J.; NIEMINEN, K.; SMOLANDER, O.-P. et al. Cytokinin and auxin display distinct but interconnected profiles to stimulate cambial activity. **Current Biology**, v. 26, p. 1990–1997, 2016.

INMET. **Dados históricos anuais – Estação automática Rio Branco (AC)**. Versão 08/2025. Disponível em: <https://portal.inmet.gov.br/dadoshistoricos>. Acesso em: 18 set. 2025.

INPE. **Estimativa (agosto/2023–julho/2024): 6.288 km² de desmatamento na Amazônia Legal**. São José dos Campos: INPE/MCTI, PRODES, 2025.

INPE. **PRODES – Monitoramento do Desmatamento na Amazônia Legal por Satélite: resultados 2023/2024**. São José dos Campos: INPE, 2024.

ISAZA, C.; GALEANO, G.; BERNAL, R. Manejo actual del asaí (*Euterpe precatoria* Mart.) para la producción de frutos en el sur de la Amazonia colombiana. **Colombia Forestal**, v. 17, n. 1, p. 77–96, 2014.

ISAZA, C.; GUTIÉRREZ, M.; CASANOVES, F. et al. Demography of *Euterpe precatoria* and *Mauritia flexuosa* in the Amazon. **Biotropica**, v. 49, n. 3, p. 424–433, 2017.

ISMAEEL, H.; O’SULLIVAN, O. S.; MATUSICK, G. et al. Patterns of tropical forest understory temperatures affected by changes in forest structure and climate. **PNAS Nexus**, v. 3, n. 2, p. e009, 2024.

IUCN; WORLD FLORA ONLINE. *Euterpe precatoria* Mart. Status: Least Concern. **World Flora Online**, 2021.

JACKSON, E. D.; CASOLARO, C.; NEBEKER, R. S. et al. Current and legacy effects of precipitation treatments on growth and nutrition in contrasting crops. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 352, 108513, 2023.

- JIA, Y.; KONG, X.; HU, K. et al. PIFs coordinate shade avoidance by inhibiting auxin repressor ARF18 and metabolic regulator QQS. **New Phytologist**, v. 228, n. 2, p. 609–621, 2020.
- JIN, C.; ZHA, T.; BOURQUE, C. P.-A. et al. Water use efficiency in tropical plants based on photosynthesis-related parameters. **Science of the Total Environment**, v. 957, 177657, 2024.
- KABIR, M. Y.; NAMBEESAN, S. U.; DÍAZ-PÉREZ, J. C. Shade nets improve vegetable performance. **Scientia Horticulturae**, v. 334, 113326, 2024.
- KANG, J.; LI, Z.; WU, T. et al. Bioactivities of açai (*Euterpe precatoria* Mart.) fruit pulp: superior antioxidant and anti-inflammatory properties to *Euterpe oleracea* Mart. **Food Chemistry**, v. 133, p. 671–677, 2012.
- KARA, N. T.; ARIKAN, B.; CELIK, H. Epigenetic memory and priming in plants. **Genetica**, v. 148, p. 47–54, 2020.
- KATO, M. S. A. et al. Allometric equations for estimating biomass of *Euterpe precatoria*, the most abundant palm species in the Amazon. **Forests**, v. 6, n. 2, p. 450–463, 2015.
- KEBROM, T. H.; BRUTNELL, T. P. The molecular analysis of the shade avoidance syndrome in *Zea mays*. **Journal of Experimental Botany**, v. 58, n. 12, p. 3079–3087, 2007.
- KIBLER, C. L.; TRUGMAN, A. T.; ROBERTS, D. A. et al. Evapotranspiration regulates leaf temperature and respiration in dryland vegetation. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 339, 109560, 2023.
- KITAJIMA, K. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. **Oecologia**, v. 98, p. 419–428, 1994.
- KOUTOULEAS, A.; SARZYNSKI, T.; BORDEAUX, M. et al. Shaded-Coffee: A nature-based strategy for coffee production under climate change? A review. **Frontiers in Sustainable Food Systems**, v. 6, 877476, 2022.
- KRAUSE, G. H.; KOROLEVA, O. Y.; DALLING, J. W. et al. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated gaps. **Plant, Cell & Environment**, v. 24, p. 1345–1352, 2001.
- KRÜGER, F. et al. Phenological escape is a transient state under warming: synchrony overrides mismatch between canopy trees and understory plant. **Journal of Ecology**, v. 112, n. 2, p. 332–347, 2024.
- KÜCHMEISTER, H.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I.; GOTTSBERGER, G. Flowering, pollination, nectar standing crop, and nectaries of *Euterpe precatoria* (Arecaceae), an Amazonian rain forest palm. **Plant Systematics and Evolution**, v. 206, p. 71–97, 1997.
- KUMARATHUNGE, D. P.; MEDLYN, B. E.; DRAKE, J. E. et al. Photosynthetic temperature responses in leaves and canopies: why temperature optima may disagree at different scales. **Tree Physiology**, v. 44, n. 11, tpae135, 2024.
- KUPERS, S. J. et al. Performance of tropical forest seedlings under shade and drought: an interspecific trade-off in demographic responses. **Scientific Reports**, v. 9, 18784, 2019.

- LAMBERS, H.; CHAPIN, F. S. III; PONS, T. L. **Plant physiological ecology**. 2. ed. New York: Springer, 2008.
- LANDI, M.; SISÓ, S.; FLEXAS, J. et al. Unveiling the shade nature of cyanic leaves: a view from the leaf economic spectrum. **Plant, Cell & Environment**, v. 44, p. 3221–3237, 2021.
- LAPOLA, D. M.; AKKERMAN, N.; PEREIRA, E. J. A. L. et al. The drivers and impacts of Amazon forest degradation. **Science**, v. 379, n. 6630, eabp8622, 2023.
- LAVINSKY, A. O.; GOMES, F. P.; MIELKE, M. S. et al. Photosynthetic acclimation in shade-developed leaves of *Euterpe edulis* after long-term high light. **Photosynthetica**, v. 52, n. 3, p. 351–357, 2014.
- LEAL FILHO, W.; DINIS, M. A. P.; CANOVA, M. A. et al. Managing ecosystem services in the Brazilian Amazon: the influence of deforestation and forest degradation in the world's largest rain forest. **Geoscience Letters**, v. 12, art. 24, 2025.
- LEE, S. W. et al. PHYTOCHROME-INTERACTING FACTORS regulate starch degradation via QUA-QUINE STARCH inhibition in *Arabidopsis*. **The Plant Journal**, v. 114, n. 1, p. 110–123, 2023.
- LEGRIS, M.; NIETO, C.; SELLARO, R. et al. Perception and signalling of light and temperature cues in plants. **The Plant Journal**, v. 90, n. 4, p. 683–697, 2017.
- LEI, Y.; MA, Q.; ZHANG, Y. et al. Functional dissection of phytochrome A in plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 15, 1340260, 2024.
- LEIVAR, P.; QUAIL, P. H. PIFs: pivotal components in a cellular signaling hub. **Trends in Plant Science**, v. 16, n. 1, p. 19–28, 2011.
- LEWIS, V. R.; FARRELL, A. D.; UMAHARAN, P. et al. Genetic variation in high-light responses of *Theobroma cacao*. **Heliyon**, v. 7, e07404, 2021.
- LEY-LÓPEZ, J. M.; AVALOS, G. Propagation of the palm flora in a lowland tropical rain forest in Costa Rica: fruit collection and germination patterns. **Tropical Conservation Science**, v. 10, p. 1–18, 2017.
- LI, Y.; LU, J. Variation in leaf chlorophyll concentration from tropical to cold-temperate forests. **Ecological Indicators**, v. 85, p. 383–389, 2018.
- LICHTENTHALER, H. K.; AC, A.; MAREK, M. V. et al. Chlorophyll fluorescence kinetics, photosynthetic activity and pigment composition of blue-shade and half-shade leaves as compared to sun and shade leaves of different trees. **Photosynthesis Research**, v. 117, p. 355–366, 2013.
- LIU, Y.; JAFARI, F.; WANG, H. Integration of light and hormone signaling pathways in the regulation of plant shade avoidance syndrome. **aBIOTECH**, v. 2, n. 2, p. 131–145, 2021.
- LOPES, E.; SOARES-FILHO, B. S.; SOUZA, F. et al. Mapping the socio-ecology of non-timber forest products (NTFP) extraction: açaí (*Euterpe precatoria* Mart.) in Acre. **Landscape and Urban Planning**, v. 188, p. 110–117, 2019.

LUO, D.; HUANG, G.; ZHANG, Q. et al. Mesophyll cell density and wall traits regulate growth under shading in rapeseed. **Annals of Botany**, v. 132, n. 5, p. 963–978, 2023.

MA, R. Y.; ZHANG, J. L.; CAVALERI, M. A. et al. High net carbon gain efficiency contributes to shade tolerance of palms. **PLOS ONE**, v. 10, e0140384, 2015.

MAHMOOD, A.; HU, Y.; TANNY, J.; ASANTE, E. A. Effects of shading and insect-proof screens on crop microclimate and production: a review of recent advances. **Scientia Horticulturae**, v. 241, p. 241–251, 2018.

MALLARD, F.; NOLTE, V.; SCHLÖTTERER, C. The evolution of phenotypic plasticity in response to temperature stress. **Genome Biology and Evolution**, v. 12, p. 2429–2440, 2020.

MARENGO, J. A.; ESPINOZA, J. C. Changes in climate and land use over the Amazon: variability and trends. **Frontiers in Earth Science**, v. 6, 228, 2018.

MARENGO, J. A.; ESPINOZA, J. C.; FU, R. et al. Long-term variability, extremes and changes in temperature and hydrometeorology in the Amazon region: a review. **Acta Amazonica**, v. 54, spe1, e54es22098, 2024.

MARTÍNEZ-GARCÍA, J. F.; GALLEMÍ, M.; MOLINA-CONTRERAS, M. J. et al. The shade avoidance syndrome in *Arabidopsis*: the antagonistic role of phytochrome A and B differentiates vegetation proximity and canopy shade. **PLOS ONE**, v. 9, n. 10, e109275, 2014.

MARTINOT, J. F.; PEREIRA, H. S.; SILVA, S. C. P. Coletar ou cultivar: as escolhas dos produtores de açaí-da-mata (*Euterpe precatoria*) do Amazonas. **Revista de Economia e Sociologia Rural**, v. 55, n. 4, 2017.

MARTINS, M. O.; SOUZA, T.; DE MELO, I. R. et al. Physiological traits and biomass production of two *Euterpe* species under drought. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 70, p. 1–10, 2023.

MARTINS, S. C. V.; GALMÉS, J.; CAVATTE, P. C. et al. Understanding the low photosynthetic rates of sun and shade coffee leaves: bridging the gap on the relative roles of hydraulic, diffusive and biochemical constraints. **PLOS ONE**, v. 9, n. 4, e95571, 2014.

MARTIUS, C. F. P. von. *Euterpe precatoria*. In: D'ORBIGNY, A. D. **Voyage dans l'Amérique Méridionale**, v. 7, n. 3, p. 10, 1842.

MATRICARDI, E. A. T.; SKOLE, D. L.; PEDLOWSKI, M. A. et al. Long-term forest degradation surpasses deforestation in the Brazilian Amazon. **Science**, v. 369, n. 6509, p. 1378–1382, 2020.

McGOWAN, H. A.; LOWRY, A. L.; GRAY, M. A. Optimum temperatures for photosynthesis in subtropical ecosystems. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, v. 125, e2020JG005678, 2020.

MELO, G. C. **Sazonalidade de produção e produtividade de açaizeiros *Euterpe oleracea* Mart. e *Euterpe precatoria* Mart. cultivados em sistema agroflorestal no sul do Amazonas**. 2022. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Amazonas, Manaus, 2022.

MELO, G. da S. **Produtividade do açaizeiro (*Euterpe precatoria* Mart.) em sistemas de produção no Sul do Amazonas**. 2022. Dissertação (Mestrado) — Universidade Federal do Amazonas, Manaus, 2022.

MELO, G. da S.; COSTA, F. S. da; SILVA, L. C. da. Productivity of açai *Euterpe precatoria* and management recommendations in South Amazonas. **Revista de Gestão Social e Ambiental**, v. 18, n. 3, e06972, 2024.

MESA, L.; GALEANO, G. Manejo actual del asaí (*Euterpe precatoria* Mart.) para la producción de frutos en el sur de la Amazonia colombiana. **Colombia Forestal**, v. 17, n. 1, p. 77–99, 2014.

MIDDLEBY, K. B.; CHEESMAN, A. W.; CERNUSAK, L. A. Impacts of elevated temperature and VPD on tropical tree gas exchange. **New Phytologist**, v. 243, p. 648–661, 2024.

MILENKOVIĆ, L.; CERIC, E.; STANOJEVIĆ, J. et al. Does photoselective netting influence yield, chemical composition and sensory quality? **Frontiers in Plant Science**, v. 16, 1540520, 2025.

MILLS, C.; VON CAEMMERER, J.; EVANS, J. R. The poorly-explored stomatal response to temperature at constant evaporative demand. **Plant, Cell & Environment**, v. 47, p. 3428–3446, 2024.

MONTGOMERY, B. L. Spatiotemporal phytochrome signaling during photomorphogenesis. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, 480, 2016.

MORENO-MATEOS, D.; ALBERDI, A.; MORRIËN, E. et al. The long-term restoration of ecosystem complexity. **Nature Ecology & Evolution**, v. 4, n. 5, p. 676–685, 2020.

MU, Y.; JONES, C. An observational analysis of precipitation and deforestation age in the Brazilian Legal Amazon. **Atmospheric Research**, v. 271, 106122, 2022.

MUÑOZ, G.; ASLAN, C. E.; KAYS, R. et al. The mutualism–antagonism continuum in Neotropical palm–animal interactions. **Ecology Letters**, v. 22, n. 12, p. 1901–1912, 2019.

MUSCARELLA, R. et al. The global abundance of tree palms. **Global Ecology and Biogeography**, v. 29, n. 10, p. 1816–1831, 2020.

MUTHUSAMY, M.; KIM, J. A.; JEONG, M. J. et al. Blue and red light upregulate α -expansin 1 in *Brassica rapa* and promote leaf and root growth. **Plant Growth Regulation**, v. 91, p. 75–87, 2020.

NAKAZONO, E. M.; COSTA, M. C.; FUTATSUGI, K.; PAULILO, M. T. S. Crescimento inicial de *Euterpe edulis* em diferentes regimes de luz. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 24, p. 173–179, 2001.

NASCIMENTO, W. M. O.; GATTI, L. A. P. **Produção de mudas de açaizeiro em recipientes de diferentes volumes**. Belém: Embrapa Amazônia Oriental, 2020. (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, n. 143).

NGUYEN, G. N.; LANTZKE, N.; VAN BURGEL, A. Effects of shade nets on microclimate, growth and yield of eggplant. **Horticulturae**, v. 8, n. 8, 696, 2022.

- NGUYEN, H. C.; LIN, K.-H.; HSIUNG, T.-C. et al. Photosynthesis in two *Calathea* species. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 19, n. 3, 704, 2018.
- NICOTRA, A. B. et al. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. **Trends in Plant Science**, v. 15, n. 12, p. 684–692, 2010.
- NIINEMETS, Ü.; VALLADARES, F. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. **Ecological Monographs**, v. 76, n. 4, p. 521–547, 2006.
- NOGUEIRA, S. R.; SILVA, I. M. da; MACEDO, P. E. F. de; LUNZ, A. M. P.; ANDRADE NETO, R. C. **Controle de antracnose em açaí-solteiro (*Euterpe precatoria*) no Acre**. Rio Branco, AC: Embrapa Acre, 2018. 6 p. (Comunicado Técnico, 197).
- NOVICK, K. A. et al. The impacts of rising vapour pressure deficit in natural and agricultural systems. **Plant, Cell & Environment**, v. 47, p. 3561–3589, 2024.
- NUNES, C. A. et al. Widespread seasonal tree mortality regulates Amazon forest carbon dynamics. **Nature Communications**, v. 13, 7278, 2022.
- NUNES, M. H. et al. Forest fragmentation impacts the seasonality of Amazonian evergreen canopies. **Nature Communications**, v. 13, 917, 2022.
- NUNES, S.; GASTAUER, M.; CAVALCANTE, R. B. L. et al. Challenges and opportunities for large-scale reforestation in the Eastern Amazon using native species. **Forest Ecology and Management**, v. 466, 118120, 2020.
- NÚÑEZ-AVELLANEDA, L. A.; ROJAS-ROBLES, R. Pollination ecology of palms in the Neotropics: a review. **Journal of Pollination Ecology**, v. 32, p. 146–167, 2023.
- PAIVA, H. N.; GOMES, J. M. **Viveiros florestais**. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 1995.
- PANIAGUA-ZAMBRANA, N.; BUSSMANN, R. W.; MACÍA, M. J. The socioeconomic context of the use of *Euterpe precatoria* Mart. and *E. oleracea* Mart. in Bolivia and Peru. **Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine**, v. 13, 32, 2017.
- PEGUERO-PINA, J. J.; SISÓ, S.; FLEXAS, J. et al. Coordinated modifications in mesophyll conductance, photosynthetic potentials and leaf nitrogen contribute to explain the large variation in foliage net assimilation rates across *Quercus ilex* provenances. **Tree Physiology**, v. 37, n. 8, p. 1084–1094, 2017.
- PETRÁŠEK, J.; FRIML, J. Auxin transport routes in plant development. **Development**, v. 136, p. 2675–2688, 2009.
- PETRELLA, D. P.; WORKMASTER, B. A.; EDDY, E. J. et al. Layering contrasting photosensitive filters improves the simulation of natural shade. **Plant Methods**, v. 18, 2022.
- PIERIK, R.; DE WIT, M. Control of plant growth and defense by photoreceptors: from mechanisms to opportunities in agriculture. **Molecular Plant**, v. 14, n. 1, p. 61–76, 2021.

PINTAUD, J.-C.; GALEANO, G.; BALSLEV, H. et al. Las palmeras de América del Sur: diversidad, distribución e historia evolutiva. **Revista Peruana de Biología**, v. 15, supl. 1, p. 7–29, 2008.

PLOMION, C.; LEPROVOST, G.; STOKES, A. Wood formation in trees. **Plant Physiology**, v. 127, p. 1513–1523, 2001.

POMPELLI, M. F.; MARTINS, S. C. V.; CELIN, E. F. et al. What is the influence of ordinary epidermal cells and stomata on the leaf epidermal features in coffee plants? **Brazilian Journal of Biology**, v. 70, n. 4, p. 1083–1088, 2010.

PONNU, J.; HOECKER, U. Signaling mechanisms by *Arabidopsis* cryptochromes. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, 844714, 2022.

POORTER, H. Growth responses of fifteen rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. **Functional Ecology**, v. 13, n. 3, p. 396–410, 1999.

POORTER, H.; GARNIER, E. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. In: PUGNAIRE, F. I.; VALLADARES, F. (eds.). **Functional plant ecology**. 2. ed. Boca Raton: CRC Press, 2007. p. 67–100.

POORTER, H.; NAGEL, O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 27, p. 595–607, 2000.

POORTER, H.; NIINEMETS, Ü.; NTAGKAS, N. et al. A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole-plant performance. **New Phytologist**, v. 223, n. 3, p. 1073–1105, 2019.

POORTER, H.; NIINEMETS, Ü.; POORTER, L.; WRIGHT, I. J.; VILLAR, R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New Phytologist**, v. 182, p. 565–588, 2009.

POORTER, H.; NIKLAS, K. J.; REICH, P. B. et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist**, v. 193, n. 1, p. 30–50, 2012.

POORTER, L. Growth responses of fifteen rain-forest tree species to a light gradient. **Functional Ecology**, v. 13, n. 3, p. 396–410, 1999.

PORTELA, R. C. Q.; COLMENARES-TREJOS, S. L.; MATTOS, E. A. Linking plant functional traits to demography in a fragmented landscape. **Forest Ecology and Management**, v. 498, 119547, 2021.

PORTELA, R. C.; PIRES, A. S.; SANTOS, F. A. M. Demographic structure and population dynamics of three palm species in fragmented Atlantic forest of southeastern Brazil. **Revista de Biología Tropical**, v. 62, n. 1, p. 347–358, 2014.

PROCKO, C.; BURKO, Y.; JAILLAIS, Y. et al. The epidermis coordinates auxin-induced stem growth in response to shade. **Genes & Development**, v. 30, n. 13, p. 1529–1541, 2016.

QUEVEDO-ROJAS, A.; GARCÍA-NÚÑEZ, C.; JEREZ-RICO, M. et al. Leaf acclimation strategies to contrasting light conditions in saplings of different shade tolerance in a tropical cloud forest. **Functional Plant Biology**, v. 45, p. 968–982, 2018.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2024. Disponível em: <https://www.R-project.org>. Acesso em: 18 set. 2025.

RAHMAN, M.; BILLAH, M.; RAHMAN, M. O. et al. Competition, light interception and traits in tree growth variation in South Asian tropical forests. **Forest Ecology and Management**, v. 483, 118908, 2021.

RAHMAN, M.; ISLAM, M.; GEBREKIRSTOS, A. et al. Trends in tree growth and intrinsic water-use efficiency in the tropics. **Trees**, v. 33, p. 623–640, 2019.

RAMOS, S. L. F.; CARNAVAL, A. C.; OLIVEIRA, M. S. P. et al. Paternity analysis, pollen flow and spatial genetic structure in *Euterpe precatoria*. **Ecology and Evolution**, v. 8, n. 22, p. 11143–11161, 2018.

RAMOS, S. L. F.; FREITAS, M. A. B.; NAZARENO, A. G. et al. Genetic structure in populations of *Euterpe precatoria* Mart. in the Brazilian Amazon. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 8, 603448, 2021.

RAPNOUIL, T. L.; CANGUILHEM, M. G.; JULIEN, F. et al. Light intensity mediates phenotypic plasticity and leaf trait regionalization in a tank bromeliad. **Annals of Botany**, v. 132, n. 3, p. 443–454, 2023.

REES, M. et al. Partitioning the components of relative growth rate: how important is plant size variation? **The American Naturalist**, v. 176, n. 6, p. E152–E161, 2010.

REIS, M. S. et al. Management and conservation of natural populations in Atlantic forest: the case study of palm heart (*Euterpe edulis*). **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 894–902, 2014.

ROCHA, E. Potencial ecológico para o manejo de frutos de açaizeiro (*Euterpe precatoria* Mart.) em áreas extrativistas no Acre, Brasil. **Acta Amazonica**, v. 34, n. 2, p. 237–250, 2004.

ROCHA, E.; VIANA, V. M. Manejo de *Euterpe precatoria* Mart. (açaí) no Seringal Caquetá, Acre, Brasil. **Scientia Forestalis**, n. 65, p. 59–69, 2004.

ROCHA, S. Y. N. da; FERREIRA, M. J.; CLEMENT, C. R. et al. Systematic review of the state of knowledge about açaí-do-Amazonas (*Euterpe precatoria* Mart., Arecaceae). **Plants**, v. 14, n. 15, p. 2439, 2025.

RODRÍGUEZ, M. S.; MARTÍNEZ LEÓN, A. J.; PORRAS, L. S. et al. Flavonoid and phenolic quantification from açaí (*Euterpe oleracea*; *Euterpe precatoria*), mirití (*Mauritia flexuosa*) and cupuaçu (*Theobroma grandiflorum*) using LC-QqQ-MS. **Plants**, v. 14, n. 17, p. 2632, 2025.

ROIG-VILLANOVA, I.; MARTÍNEZ-GARCÍA, J. F. Plant responses to vegetation proximity: a whole life perspective on the shade avoidance syndrome. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, 236, 2016.

- ROMAN, H.; GIRAULT, T.; BARBIER, F. F. et al. Cytokinins are initial targets of light in the control of bud outgrowth. **Plant Physiology**, v. 172, n. 1, p. 489–509, 2016.
- ROSÁRIO, F. S. et al. Growth of açazeiro (*Euterpe precatoria* Mart.) intercropped with banana. **South American Journal of Basic Education, Technical and Technological**, v. 6, n. 1, p. 45–56, 2019.
- SAKAKIBARA, H. Cytokinins: activity, biosynthesis and translocation. **Annual Review of Plant Biology**, v. 57, p. 431–449, 2006.
- SALM, R. Stem density and growth of *Attalea maripa* and *Astrocaryum aculeatum*: implications for palm distribution. **Biota Neotropica**, v. 4, n. 1, 2004.
- SANTOS, J. A.; OLIVEIRA, I. V. Diferentes recipientes na produção de mudas de açazeiro. **Research, Society and Development**, v. 10, n. 4, e33810414174, 2021.
- SANTOS-COCHEV-DA-CRUZ, J.; DE-FREITAS-ENCINAS-DARDENGO, J.; SOUZA-RODRIGUES, A. et al. Diversity and genetic structure of natural populations of the palm tree *Euterpe precatoria* (Arecaceae). **Revista de Biología Tropical**, v. 70, n. 1, p. 1–18, 2022.
- SCHNEIDER, H. M. Characterization, costs, cues and future perspectives of phenotypic plasticity. **Annals of Botany**, v. 130, n. 2, p. 131–148, 2022.
- SEXTON, T. M.; STEBER, C. M.; COUSINS, A. B. Leaf temperature impacts canopy water use efficiency independent of changes in leaf level water use efficiency. **Journal of Plant Physiology**, v. 258–259, art. 153357, 2021.
- SHARP, R. E.; LENOBLE, M. E. ABA, ethylene and the control of shoot and root growth under water stress. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, p. 33–47, 2002.
- SHIMIZU-SATO, S.; TANAKA, M.; MORI, H. Auxin–cytokinin interactions in the control of shoot branching. **Plant Molecular Biology**, v. 69, p. 429–435, 2009.
- SILVA NETO, O. P. da; MIRANDA, I.; BARBOSA, E. M. et al. Seedling morphology of *Euterpe precatoria* Mart. under levels of irradiance. **Journal of Agricultural Science**, v. 7, n. 10, p. 96–104, 2015.
- SILVA, J. F. **Production of açaí seedlings (*Euterpe oleracea* Mart.) under different light and dormancy breaking conditions**. 2018. Dissertação (Mestrado) — Universidade Federal do Acre, 2018.
- SILVA, J. M. N.; GONÇALVES, F. G.; ROSA, C. A. et al. Structure and composition of terra firme and seasonally flooded várzea forests in the Western Brazilian Amazon. **Forests**, v. 11, n. 12, 1361, 2020.
- SILVA, J. Z.; LAUTERJUNG, M. B.; REIS, M. S. Influence of reproduction and basal area on the increment of *Euterpe edulis*. **Floresta e Ambiente**, v. 27, n. 4, e20180058, 2020.
- SILVA, L. O. E.; ALMEIDA, R. N.; FEITOZA, R. B. B. et al. Modifications in leaf anatomical traits of *Coffea* spp. under combined drought and heat. **Plants**, v. 14, n. 5, 828, 2025.

- SILVA, R. F.; EITELWEIN, M. T.; CHERUBIN, M. R. et al. Produção de mudas de *Eucalyptus grandis* em substratos orgânicos alternativos. **Ciência Florestal**, v. 24, n. 3, p. 609–619, 2014.
- SILVEIRA, J. T. da; ROSA, A. P. C. da; MORAIS, M. G. de et al. An integrative review of açai (*Euterpe oleracea* and *Euterpe precatoria*): traditional uses, phytochemical composition, market trends, and emerging applications. **Food Research International**, v. 173, 113304, 2023.
- SLOT, M.; GARCIA, M. N.; WINTER, K. Temperature response of CO₂ exchange in three tropical tree species. **Functional Plant Biology**, v. 43, n. 5, p. 468–478, 2016.
- SLOT, M.; RIFAI, S. W.; EZE, C. E. et al. Stomatal response to VPD drives apparent temperature response of photosynthesis in tropical forests. **New Phytologist**, v. 244, n. 4, p. 1238–1249, 2024.
- SLOT, M.; WINTER, K. In situ temperature response of photosynthesis of 42 tree and liana species in the canopy of a neotropical forest. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 14, p. 3769–3778, 2017.
- SLOT, M.; WINTER, K. The effects of rising temperature on the ecophysiology of tropical forest trees. In: GOLDSTEIN, G.; SANTIAGO, L. S. (eds.). **Tropical tree physiology** (Tree Physiology 6). Cham: Springer, 2016.
- SONG, B.; ZHAO, H.; DONG, K. et al. Phytochrome A inhibits shade-avoidance responses under strong shade via brassinosteroid pathway repression in *Arabidopsis*. **The Plant Journal**, v. 104, n. 6, p. 1520–1534, 2020.
- SU, Y. et al. Rapid photosynthetic acclimation of soybean to fluctuating light is linked to the efficiency of electron transport. **Plant Physiology**, v. 194, n. 2, p. 778–792, 2024.
- SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. **Trends in Plant Science**, v. 5, p. 537–542, 2000.
- SYLVESTER, O.; AVALOS, G. Influence of light conditions on the allometry and growth of *Geonoma undata* subsp. *edulis* (Arecaceae). **American Journal of Botany**, v. 100, n. 12, p. 2357–2363, 2013.
- TAO, Y.; FERRER, J.-L.; LJUNG, K. et al. Rapid synthesis of auxin via a new tryptophan-dependent pathway is required for shade avoidance in *Arabidopsis*. **Cell**, v. 133, p. 164–176, 2008.
- TARVAINEN, L.; WITTEMANN, M.; MUJAWAMARIYA, M. et al. Handling the heat — photosynthetic thermal stress in tropical trees. **New Phytologist**, v. 233, p. 236–250, 2022.
- TEIXEIRA, B.; TEIXEIRA, G.; DARNET, E. et al. A review of the genus *Euterpe*: botanical and genetic aspects of açai, the purple gold of the Amazon. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 208, n. 1, p. 1–13, 2025.
- TER STEEGE, H. et al. Biased-corrected richness estimates for the Amazonian tree flora. **Scientific Reports**, v. 10, 10130, 2020.
- TILMAN, D. **Resource competition and community structure**. Princeton: Princeton University Press, 1982.

- TINYA, F. et al. The effects of artificial canopy gaps on natural regeneration in temperate mixed forests — a systematic review and meta-analysis. **Forest Ecology and Management**, v. 558, 122471, 2025.
- TIWARI, R. et al. Contrasting seasonal variation of photosynthesis in evergreen and deciduous tropical trees. **Physiologia Plantarum**, v. 177, n. 4, e70410, 2025.
- TOMLINSON, P. B. **The structural biology of palms**. Oxford: Clarendon Press; New York: Oxford University Press, 1990.
- TOMLINSON, P. B. The uniqueness of palms. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 151, p. 5–14, 2006.
- TOMLINSON, P. B.; HUGGETT, B. A. Cell longevity and sustained primary growth in palm stems. **American Journal of Botany**, v. 99, n. 12, p. 1891–1902, 2012.
- TURGUT-KARA, N.; ARIKAN, B.; CELIK, H. Epigenetic memory and priming in plants. **Genetica**, v. 148, p. 47–54, 2020.
- UNIVERSIDADE FEDERAL DO RECÔNCAVO DA BAHIA. **Manual de viveiro e produção de mudas de espécies florestais nativas**. Cruz das Almas: UFRB, 2008.
- VALLADARES, F.; GIANOLI, E.; GÓMEZ, J. M. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. **New Phytologist**, v. 176, n. 4, p. 749–763, 2007.
- VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü. Shade tolerance: a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 39, p. 237–257, 2008.
- VALVERDE-BARRANTES, O. J. et al. Effects of canopy openness on seedling survival and growth in monodominant tropical forests. **Journal of Tropical Forest Science**, v. 34, n. 1, p. 34–47, 2022.
- VEINTIMILLA, D.; NGO BIENG, M. A.; DELGADO, D. et al. Drivers of tropical rainforest composition and alpha diversity patterns over a 2,520 m altitudinal gradient. **Ecology and Evolution**, v. 9, n. 10, p. 5720–5730, 2019.
- VILLALOBOS-SOUBLETT, E.; GUTIÉRREZ-GAMBOA, G.; BALBONTÍN, C. et al. Effect of shading nets on yield, leaf biomass and petiole nutrients of a Muscat of Alexandria vineyard. **Horticulturae**, v. 7, n. 11, 445, 2021.
- WAGNER, F.; ROSSI, V.; AUBRY-KIENTZ, M. et al. Pan-tropical analysis of climate effects on seasonal tree growth. **PLOS ONE**, v. 9, n. 3, e92337, 2014.
- WANG, X.; GAO, X.; LIU, Y. et al. Progress of research on the regulatory pathway of the plant shade-avoidance syndrome. **Frontiers in Plant Science**, v. 11, 439, 2020.
- WINSTANLEY, P. et al. Post-logging canopy gap dynamics and forest regeneration assessed using airborne LiDAR time series. **Remote Sensing**, v. 16, n. 13, 2319, 2024.
- WIT, M. de; LORRAIN, S.; FANKHAUSER, C. Auxin-mediated architectural changes in response to shade and high temperature. **Physiologia Plantarum**, v. 151, n. 1, p. 13–24, 2013.

XIE, X.; WANG, Y.; WEI, L. et al. Integration of light and auxin signaling in shade plants: from mechanisms to opportunities in urban agriculture. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 23, n. 7, 3422, 2022.

XIONG, D.; CHEN, J.; YU, T. et al. SPAD-based leaf nitrogen estimation is impacted by environment and leaf traits. **Scientific Reports**, v. 5, 13389, 2015.

YAMAGUCHI, K. K. de L.; PEREIRA, L. F. R.; LAMARÃO, C. V. et al. Amazon açai: chemistry and biological activities — a review. **Food Chemistry**, v. 179, p. 137–151, 2015.

YANG, C.; LI, L.; XU, Y. et al. Hormonal regulation in shade avoidance. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, 1527, 2017.

YUAN, Y.; WANG, X.; SHI, M.; WANG, P. Performance comparison of RGB and multispectral vegetation indices based on machine learning for estimating *Hopea hainanensis* SPAD values under different shade conditions. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, 928953, 2022.

ZHANG, Q.; BI, G.; LI, T. et al. Color shade nets affect growth and seasonal leaf quality of *Camellia sinensis* in Mississippi, USA. **Frontiers in Nutrition**, v. 9, 786421, 2022.

ZHAO, X.; FAN, J.; ZHANG, S. et al. Shade effects on growth, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of three *Paeonia* species. **PeerJ**, v. 8, e8559, 2020.

ZHONG, S.; SHI, H.; XUE, C. et al. A molecular framework for light and ethylene control of cell elongation. **Plant Cell**, v. 24, p. 4834–4848, 2012.

ZONA, S. The mutualism–antagonism continuum in Neotropical palm–animal interactions: an interaction outcomes and partner identity approach. **Palms**, v. 66, p. 126–147, 2022.

